DIE SINNESORGANE DER BEIDEN FLÜGEL-PAARE VON DYTISCUS MARGINALIS

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT MARBURG

ACAD.
HORT. BOT.
BIBL.

VORGELEGT

VON

RICHARD LEHR
AUS POSEN (PREUSSEN)

MIT 45 FIGUREN IM TEXT

MARBURG
1914

Von der philosophischen Fakultät als Dissertation angenommen am 26. Juni 1913
Referent: Geheimer Regierungsrat Professor Dr. E. KORSCHELT.

(Sonderabdruck aus: »Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie«, Bd. CX, Heft 1.)

MEINEM LIEBEN VATER

IN DANKBARKEIT GEWIDMET

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41556030_0028

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
A. Einleitung	87
B. Methode	88
C. Spezieller Teil	91
1. Literatur	91
2. Die Sinneskuppeln der Alae und das Chordotonalorgan	93
a. Der Bau der Subcostalvene	93
b. Die Anordnung der Sinneskuppeln an der Basis der häutigen Flügel	99
c. Die distale Subcostalgruppe	100
d. Das Chordotonalorgan in der Subcostalvene	109
e. Die proximale Subcostalgruppe	119
f. Die Costalgruppe	123
3. Die sonstigen Sinnesorgane der häutigen Flügel	126
4. Die Hautsinnesorgane der Elytren	129
a. Die Sinnesorgane der Elytrenbasis	129
α. Die Subcostalgruppe der Elytren	131
β. Die Gruppe der Sinnesborsten	135
b. Die sonstigen Sinnesorgane der Elytren	136
Literaturverzeichnis	148

A. Einleitung.

Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit dem Bau und der Verbreitung der auf den beiden Flügelpaaren des *Dytiscus marginalis* vorkommenden Sinnesorgane. Die Untersuchungen schließen sich einer Arbeit von HOCHREUTHER (Die Hautsinnesorgane von *Dytiscus margi-*

nalis, ihr Bau und ihre Verbreitung am Körper) direkt an, die als Teil einer zusammenhängenden Bearbeitung des *Dytiscus marginalis* bereits veröffentlicht ist.

Hicks hatte im Jahre 1857 Sinnesorgane am Grunde der Flügel von Dipteren sowie der meisten übrigen Insektenabteilungen gefunden. Vom feineren Bau dieser Organe konnte er sich aber natürlich bei dem damaligen Stande der Hilfsmittel keine sichere Rechenschaft geben. Leydig machte als erster darauf aufmerksam, daß diese Organe mit den sogenannten Hörstiften verbunden seien. Letztere Untersuchungen nahm Graber mit großem Eifer auf und bemühte sich, in den Nervenendigungen dieser Sinneskuppeln die bei den Tympanalorganen der Orthopteren von ihm zweifellos erwiesenen Hörstifte aufzufinden. Er sah sie demgemäß als Hörorgane an. Auch Weinlands Untersuchungen über diesen Gegenstand, die er an seine Befunde am Dipterenschwinger anschloß, mögen hier erwähnt werden. Ganz besonders aber haben sich in neuester Zeit drei Autoren um die Erforschung dieser Sinneskuppeln verdient gemacht: K. Guenther (1901), H. Freiling (1909) und vor allem R. Vogel (1911). Allerdings handelt es sich bei diesen dreien um Sinneskuppeln an den Flügeln nur der Lepidopteren. Erst im speziellen Teil der Arbeit werden wir genauer auf die schönen Befunde, namentlich die von Vogel, eingehen. Gerade der Umstand nun, daß keiner der neueren Forscher die Käfer, die doch vor allem Leydig und Graber zu ihren Untersuchungen dienten, zu seinen Spezialuntersuchungen herausgriff, rechtfertigt wohl, daß ich hier etwas eingehender über meine Befunde betreffs der Sinneskuppeln von *Dytiscus marginalis* berichte.

B. Methode.

Daß bis jetzt noch keine genaue, anatomische Untersuchung dieser Sinnesorgane gerade bei Käfern existiert und die neuesten Autoren ausschließlich Lepidopteren zum genaueren Studium der Sinneskuppeln der Flügel herangezogen haben, hat seinen Grund zweifellos darin, daß das äußerst harte Chitin, namentlich wie bei *Dytiscus*, der feineren Schnittmethode zu große Schwierigkeiten entgegenstellt, zumal die einzelnen Kuppeln sehr klein sind und daher ihre Untersuchung sehr dünne Schnitte erfordert. Zwar kennt man schon lange Chitinerweichungsflüssigkeiten, allein diese zerstören gewöhnlich die Weichteile und lassen uns nur die Chitingebilde erkennen.

Mein sämtliches Material wurde mit dem Pikrin-Salpeter-Chrom-

säure-Sublimatalkoholgemisch von C. Hennings (1900) konserviert, dessen Zusammensetzung folgende ist:

konzentrierte Salpetersäure	16 Teile
Chromsäure, wässerige Lösung 0,5%	16 Teile
Sublimat, gesättigte Lösung in 60%igem Alkohol . .	24 Teile
Pikrinsäure, gesättigte wässerige Lösung	12 Teile
absoluter Alkohol	42 Teile
	110 Teile

Nachdem ich die von Hennings angegebene, vorzügliche Methode bei Untersuchungen von Myriopoden verwendet hatte, fand sie auch sonst mit gutem Erfolg im hiesigen Institut Verwendung, hat sie doch den andern Chitinerweichungsflüssigkeiten gegenüber den Vorteil, zugleich gut konservierend wie chitinerweichend zu wirken. Da ich bei den verschiedensten Hexapodenabteilungen, vor allem auch bei *Dytiscus* im Gegensatz zu Hochreuther, gute Erfolge mit ihr gehabt habe, möchte ich hier um so mehr meine Methode etwas genauer angeben:

Die fraglichen Stücke wurden von den Tieren, nach kurzer Betäubung mit Chloroform, mit einer Schere entfernt und sofort in die Henningssche Lösung gebracht. 50 ccm der Lösung genügen für beide Flügelpaare. Nach etwa 24 Stunden wurde die Flüssigkeit durch 40%igen Alkohol ersetzt, der anfangs öfters gewechselt werden muß. Die Weiterbehandlung erfolgte in der bekannten Weise über den 60%igen Alkohol unter Zusatz von Jodlösung bis zum absoluten Alkohol. Je konzentrierter der Alkohol ist, um so nachteiliger scheint er mir auf das Chitin einzuwirken. Länger als 3 Stunden sollte man daher seine Objekte nicht in absolutem Alkohol verweilen lassen.

Vielleicht noch vorsichtiger als bei Alkohol hat man bei der Überführung der Objekte in Xylol zu verfahren. Ein langes Verweilen in Xylol macht das Chitin so spröde, daß es für das Schneiden ganz unbrauchbar wird. Die Objekte wurden deswegen immer schon nach höchstens einer halben Stunde daraus in flüssiges Paraffin (Schmelzpunkt 56—60°) gebracht, nachdem dem Xylol zuletzt gewöhnlich schon einzelne Stücke festes Paraffin zugefügt waren. Nach etwa 3—6 Stunden, je nach der Größe der Objekte, wurden sie in reines Paraffin überführt und nach weiteren 8—10 Stunden dem Ofen entnommen und eingebettet. Langes Verweilen in flüssigem Paraffin scheint mir bei *Dytiscus* keineswegs chitinerweichend zu wirken, wie von andrer Seite

für andre Objekte mitgeteilt wurde. Das Wesentliche scheint mir bei der ganzen Behandlung des Chitins das zu sein, die Objekte nur möglichst kurz in starkem Alkohol sowie Xylol zu lassen, eben nur so lange als ihre Übertragung in Paraffin erfordert. Langes Verweilen in Alkohol bzw. Xylol scheint mir auf jeden Fall das Chitin spröde und unschneidbar zu machen.

Einige wichtige Bemerkungen über die Verwendung der Henningsschen Lösung im allgemeinen muß ich noch machen: Man halte sich die einzelnen Bestandteile der Lösung wie 0,5%ige Chromsäurelösung, Sublimatlösung usw. stets vorrätig und setze die Lösung immer unmittelbar vor dem Gebrauch zusammen; denn selbst nach kurzem Stehen im warmen Zimmer scheidet schon die zusammengesetzte Lösung einen dicken weißen Niederschlag ab, höchstwahrscheinlich aus Kalomel bestehend, das durch die Reduktion des Sublimats entsteht. Daß diese so chemisch veränderte Lösung nun nicht mehr so gut konservierend wirken kann als vorher, ist wohl selbstverständlich.

Unter Umständen bekommt man schon beim Mischen der verschiedenen Flüssigkeiten eine Trübung. Dies kann man vermeiden, wenn man zunächst zu der Chromsäure die Pikrinsäure und die Sublimatlösung gießt und dann den absoluten Alkohol zufügt: dabei wird die Lösung stets klar bleiben, sie hat jetzt eine orange Farbe. Dann kühle man die Lösung möglichst ab, etwa unter der Wasserleitung und füge jetzt erst die konzentrierte Salpetersäure hinzu. Die rote Farbe wird sich hierbei zwar in eine grüne umwandeln, aber die Flüssigkeit bleibt vollständig klar. Bewahrt man sie in einem kühlen Raume auf, so hält sie sich einige Tage unverändert.

Beim Schneiden wurde niemals Mastixkollodium angewandt. Ich habe die Erfahrung gemacht, daß Mastixkollodium, falls das Chitin sich überhaupt schneiden läßt, unnötig ist, andernfalls aber hilft uns dann auch Mastixkollodium nichts.

Selbstverständlich erfordert das Schneiden der Flügel, namentlich aber der Elytren von *Dytiscus* größte Übung und Ausdauer. Eine bestimmte Regel für das Schneiden läßt sich nicht angeben, die Objekte verhalten sich in der Beziehung sehr verschieden. Manchmal hat man größere Erfolge, wenn man das Messer langsam über das Objekt führt, ein andermal erreicht man mehr durch große Geschwindigkeit, insofern man dadurch gleichsam dem Chitin keine Zeit zum Reißen läßt.

Zum Färben zeigte sich am günstigsten das Delafieldsche Hämatoxylin; namentlich bot es zur Erkennung der verschiedenen

Chitinarten große Vorteile. Auch die Doppelfärbung mit Hämatoxylin-Eosin lieferte unter Umständen besonders brauchbare Bilder.

Ganz besonders mag schließlich an dieser Stelle noch betont werden, daß sämtliche von mir verwandten Käfer vollständig ausgebildetes Chitin besaßen; es wurden also keine »Jungkäfer« benutzt.

C. Spezieller Teil.

1. Literatur.

Leydig gibt uns als erster eine genauere Beschreibung der Sinneskuppeln und des Chordotonalorgans an der Basis der Subcostalvene von *Dytiscus*: »An der Wurzel der Hinterflügel bei *Dytiscus marginalis* und zwar auf dem braun chitinisierten Streifen, welcher als »Subcostalvene« bezeichnet wird, erblickt man einen Trupp stärkerer Hautkanäle. In die Subcostalvene herein tritt in Begleitung einer Trachee ein starker Nerv, der in der Gegend, wo die äußere Haut von den Kanälen durchbohrt ist, in ein längliches Ganglion anschwillt. Von dem Ganglion lösen sich zahlreiche, gegen 20, nervöse Züge ab, mit der Richtung nach derjenigen Gegend, wo die Hautkanäle sichtbar sind, und was von größter Bedeutung wird, die Ausstrahlungen des Ganglions besitzen in ihrem Innern dieselben eigenartigen Stäbchen oder Stifte, welche aus der Endverbreiterung des Hörnerven bei den Orthopteren bekannt sind.«

Von der nun folgenden Beschreibung der Einzelheiten kommt nur folgende Mitteilung noch für uns wesentlich in Betracht: »Zur späteren Würdigung der Hautkanäle sei hier gleich hervorgehoben, daß die Kanäle um vieles zahlreicher sind, als die vom Ganglion sich abzweigenden, mit den Stäben versehenen Züge.«

Graber knüpft an Leydigs Untersuchungen an: »Da es selbst nach Leydigs Darstellung nicht ganz sicher gestellt ist, ob der skolopofere Nervenendapparat zu den poriferen Strecken der Flügeladerwandung in näherer Beziehung steht, so trachtete ich in erster Linie hierüber und zwar mit Hilfe der auf dieses Objekt noch nicht angewandten Schnittmethode ins Klare zu kommen und ich hatte die Befriedigung, schon beim ersten Präparat, einem Querschnitt durch die porifere Subcostalrippenwurzel von *Lucanus*, meinen Zweck zu erreichen.«

Von der nun folgenden genaueren Beschreibung sollen nur einzelne für uns besonders wichtige Punkte hier angeführt werden: »namentlich gegen die Peripherie zu finden sich größere Blasen mit großem, scharf tingiertem Kern — die basalen Ganglienzellen — und endlich zu äußerst

eine Zone relativ heller Schläuche, die Skolopophoren, die aber, weil sie der Schnitt fast alle in schiefer Richtung trifft, nur in einzelnen Fragmenten erhalten sind und nur in den seltensten Fällen stiftförmige Körperchen erkennen lassen.

Nach diesen Befunden — und im Ganzen dasselbe beobachtete ich bei *Dytiscus* — unterliegt es nun wohl keinem Zweifel mehr, daß die stiftführenden Nervenendorgane tatsächlich zu den porentragenden Integumentstrecken in engster, ja in unmittelbarer Beziehung stehen, oder daß, mit andern Worten gesagt, die skolopoferen und poriferen Bildungen zusammengehören.

Leider wurde meine Hoffnung an einem Längsschnitt etwas Genaueres über die direkte Beziehung zwischen den einzelnen Poren und den Skolopophoren zu erfahren, durch die Unmöglichkeit, einen solchen von entsprechender Feinheit herzustellen, vereitelt.«

Graber hat nun aus diesen ihm selbst nie ganz sicher erscheinenden Befunden den Schluß gezogen, daß alle poriferen Sinnesorgane am Grunde der Subcostalvene der Insekten mit Skolopophoren in Verbindung ständen. Er spricht sich darüber folgendermaßen aus: Im Vorstehenden ist vor allem der Nachweis von Wichtigkeit, daß tatsächlich, wie ich von vornherein vermutete, jeder Porus der in Rede stehenden Organe je mit einem besonderen skolopoferen Nervenende verbunden ist, und wir dürfen nun wohl ohne weiteres annehmen, daß es sich bei den übrigen poriferen Vorkommnissen ebenso verhalte, beziehungsweise es wird gestattet sein, schon aus der Gegenwart der gewissen Cuticularbildungen auf das Vorhandensein der gewissen Nervenendigungen zu schließen.«

Ich selbst konnte im Gegensatz zu Leydig und Graber, um das gleich hier zu betonen, bei *Dytiscus* mit absoluter Sicherheit konstatieren, daß die Poren (Sinneskuppeln) an der Subcostalvene mit einfachen Sinneszellen, wie das bereits für die Lepidopteren von Günther, Freiling und Vogel nachgewiesen ist, in Verbindung stehen und keineswegs etwas mit den ebenfalls in der Rippe des *Dytiscus* vorhandenen Skolopophoren zu tun haben, sondern daß diese letzteren sich von demselben Nerven aus als selbständige Organe in entgegengesetzter (ventraler) Richtung durch die Subcostalvene ausspannen und sich hier am Integument anheften, oder mit andern Worten gesagt, die von Graber gebildete Gruppe der sogenannten »poriferen Chordotonalorgane« existiert überhaupt nicht.

2. Die Sinneskuppeln der Alae und das Chordotonalorgan.

a. Der Bau der Subcostalvene.

Die häutigen Flügel der Insekten setzen sich bekanntlich aus zwei Chitinlamellen zusammen, einer dorsalen und einer ventralen. Meist sind die Lamellen einschichtig. Beide werden später nur durch eine sehr dünne Matrixschicht, oft nur spärliche Reste einer ursprünglich wohlentwickelten Hypodermis, getrennt, ja häufig liegen die beiden Lamellen bei der vollentwickelten Imago vollständig aufeinander, sodaß man überhaupt keine Reste der Matrix mehr nachweisen kann und die beiden Lamellen eine einzige homogene Chitinlage vortäuschen.

Das Hauptcharakteristikum der häutigen Flügel besteht in der Nervatur derselben. Die Nerven, Adern, Venen oder Rippen der Flügel bilden eine Ausnahme gegenüber den übrigen Flügelteilen. Hier buchten sich die beiden Chitinlamellen zu Chitinröhren weit auseinander und behalten auch bei der fertigen Imago diese Form bei.

Für uns kommt hier nur die sogenannte Subcostalvene, auch Subcostalrippe oder vordere Mittelrippe (nach Euscher: Vena radialis) (Fig. 1 *SV*) genannt, in Betracht. Sie folgt als zweite Rippe unmittelbar auf die am Vorderrand des Flügels gelegene Costal- oder Vorderrandrippe[1] (Fig. 1 *CV*). An ihrem proximalen Ende liegen dorsalwärts zwei größere Gruppen kuppelförmiger Hautsinnesorgane (*dsg*, *psg*), durch ihr Inneres spannt sich hier nach der ventralen Seite hin ein recht ansehnliches Chordotonalorgan aus. Es ist daher nicht auffallend, wenn sie sich in dieser Gegend durch ihre Stärke vor den andern Rippen auszeichnet. Ihr Querschnitt ist allgemein wie der aller Rippen von rundlicher Gestalt (Fig. 3, 4 *SV*), am Grunde allerdings ist sie mehr viereckig (Fig. 2 *SV*). Am äußersten proximalen Ende ist sie dorsal ebenso wie in ihrem weiteren distalen Verlauf von dickem, braunem Chitin umgeben, das hier in ein Feld von farblosem Chitin (Fig. 1, 3 *f*) übergeht, dessen Bedeutung mir bisher unbekannt geblieben ist; die ventrale Seite wird von einer fast farblosen Chitinschicht gebildet (Fig. 4).

Man kann an der Subcostalvene sowie ganz allgemein am Flügel des *Dytiscus* mindestens dreierlei Arten von Chitin unterscheiden, die sich namentlich bei der Färbung mit Delafieldschen Hämatoxylin leicht voneinander unterscheiden lassen. Zunächst haben wir das

[1] Diese besteht eigentlich wieder aus zwei Rippen, die nach dem Außenrande zu gelegene Chitinröhre wird auch Vorderrandader (nach Euscher = Costalader), die darauf folgende Costalader (nach Euscher = Subcostalader) genannt.

dunkelbraun gefärbte Chitin, das den gesamten Körper als eigentliches Hautskelett überzieht; es bleibt auch bei der Färbung mit Hämatoxylin braun. Diese Chitinart kommt immer nur als äußerste Körperschicht vor. Sie zeigt meist eine erhebliche Dicke (Fig. 9 *chI*). Gewöhnlich findet man darunter eine zweite Lage von an und für sich farblosem Chitin (*chII*), die sich mit Hämatoxylin dunkelblau färbt. Diese

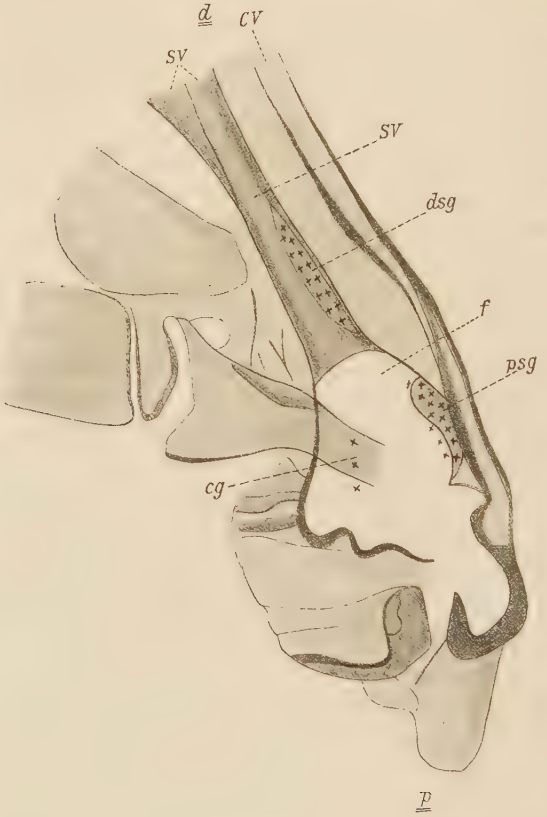


Fig. 1.

Basis des linken Flügels mit den drei Sinneskuppelgruppen. 55 : 1. *CV*, Vorderrandrippe + Costalrippe; *SV*, Subcostalvene; *cg*, Costalgruppe; *d*, distal; *dsg*, distale Subcostalgruppe; *f*, farbloses Feld; *p*, proximal; *psg*, proximale Subcostalgruppe.

Chitinart ist bedeutend weicher als die vorige und im allgemeinen in viel dünnerer Lage vorhanden. Sie bietet infolgedessen dem Schneiden keine erheblichen Schwierigkeiten. Nur selten kommt dieses Chitin bis an die Körperoberfläche, z. B. besteht daraus das oben genannte Feld von farblosem Chitin an der Basis der Subcostalvene (Fig. 1—3 *f*).

p.

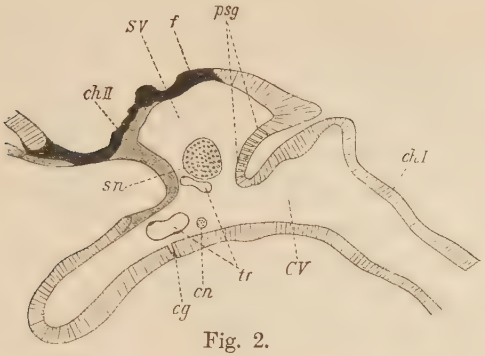


Fig. 2.

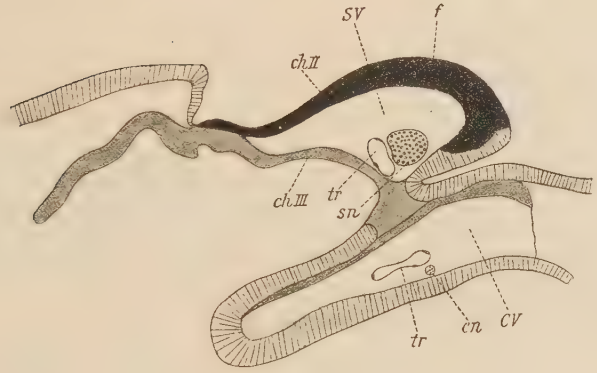
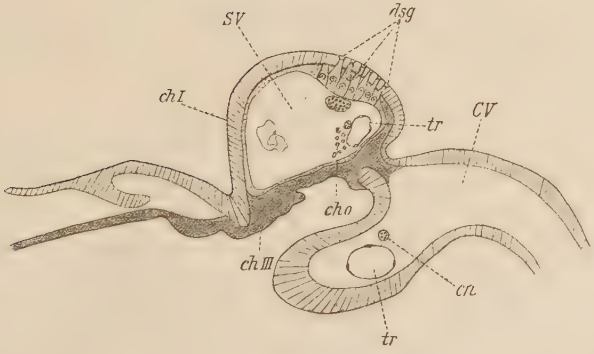


Fig. 3.



d.

Fig. 4.

Fig. 2—4. Querschnittbilder durch die Wurzel des linken Flügels in proximal-distaler Reihenfolge. 55 : 1. *CV*, Costalrippe; *SV*, Subcostalrippe; *cg*, Costalgruppe; *chI—III*, Chitin I—III; *cho*, Chordotonalorgan; *cn*, Costalnerv; *d*, distal; *dsg*, distale Subcostalgruppe; *f*, farbloses Feld; *p*, proximal; *psg*, proximale Subcostalgruppe; *sn*, Subcostalnerv; *tr*, Trachee.

Endlich stoßen wir (z. B. auf der Ventralseite der Subcostalvene) auf eine dritte Art von Chitin (Fig. 4, 9 *chIII*); diese findet sich immer nur an Stellen, die weniger schutzbedürftig sind ihrer Lage wegen. Auch hierbei haben wir es wieder mit einem verhältnismäßig weichen und von Natur aus farblosen Chitin zu tun. Mit Hämatoxylin (Delafieldschem) färbt es sich nur schwach hellblau. Zuweilen findet man diese drei Chitinarten in unmittelbarer Folge aufeinander, indem auf das harte, äußere, braungefärbte Körperchitin die sich mit Hämatoxylin tief blau färbende Art und darauf erst die sich nur schwach bläulich färbende Art folgt (Fig. 18, 20, 22).

Das innere Lumen der Subcostalvene stellt, abgesehen von ihrem äußersten proximalen Teile, einen allseits geschlossenen Hohlraum dar (Fig. 3, 4, 9), der rings von der auch bei der alten Imago wohlausgebildeten Hypodermis ausgekleidet wird (*hyp.*). Diese hat im Durchschnitt eine Breite von 6 μ; allerdings schwankt diese bei den verschiedenen Exemplaren ziemlich erheblich, und zwar steht ihre Dicke immer in umgekehrtem Verhältnis zur Dicke des Chitins, was ja auch leicht verständlich ist, da das Chitin bekanntlich mit dem Alter des Tieres auf Kosten der Hypodermis mehr und mehr zunimmt. Scharf umgrenzt ist sie nur nach innen durch die sogenannte Basilarmembran. Zellgrenzen waren im allgemeinen nicht zu erkennen.

Die Kerne folgen sehr dicht aufeinander; oft ist nur ein wenige μ großer Zwischenraum vorhanden. Form und Größe der Kerne unterliegen manchen Schwankungen; meist zeigen sie eine länglich rundliche bis ovale Gestalt. Ihre Durchschnittslänge beträgt etwa 7 μ, ihre Breite 4,5 μ. Fast immer findet man in ihnen einen sich sehr dunkel färbenden Nucleolus vor, der meist am Rande des Kernes liegt. Im übrigen ist der Inhalt bis auf einige größere Chromatinpartikelchen hell im Vergleich zum mehr grobkörnigen Protoplasma des Zelleibes. Nur an einzelnen Stellen zeigt sich die Hypodermis bedeutend erweitert, indem sie kleinere oder größere Gruppen von Drüsenzellen aufnimmt.

Wie in den meisten Flügelrippen sieht man auch in der Subcostalvene, ihrer Längsachse folgend, einen kräftigen Nerven und eine Trachee verlaufen (Fig. 2, 3 *sn, tr*). Naturgemäß bringt die genauere Besprechung der Sinnesorgane an der Subcostalvene auch die genauere Behandlung der Nervenelemente mit sich und mag deswegen hier bei diesen einleitenden Bemerkungen über den Bau der Subcostalvene außer Betracht gelassen werden.

Die Tracheen (*tr*) der häutigen Flügel von *Dytiscus* zeigen den typischen Bau der Insektentracheen. Ihre Wand besteht aus ziemlich

dünnem Chitin, das deutlich die Spiraltouren erkennen läßt. Es färbt sich nur sehr schwach und kann deswegen wohl mit der dritten Chitinart (*chIII*) verglichen werden, zumal es von Natur aus farblos ist. Die Matrix besteht nur aus einer sehr dünnen Zellage, von der man nur die Kerne deutlich erkennen kann. Diese sind sehr platt und von länglich ovaler Gestalt. Die einzelnen liegen ziemlich weit voneinander entfernt. Ihr reichliches Chromatin ist gleichmäßig über den Kern verteilt. Die Durchschnittslänge der Kerne beträgt 12 μ, ihre Breite 8 μ.

Fast in allen Rippen des Flügels findet man an einzelnen Stellen mehr oder weniger erhebliche Mengen von Fettgewebe abgelagert,

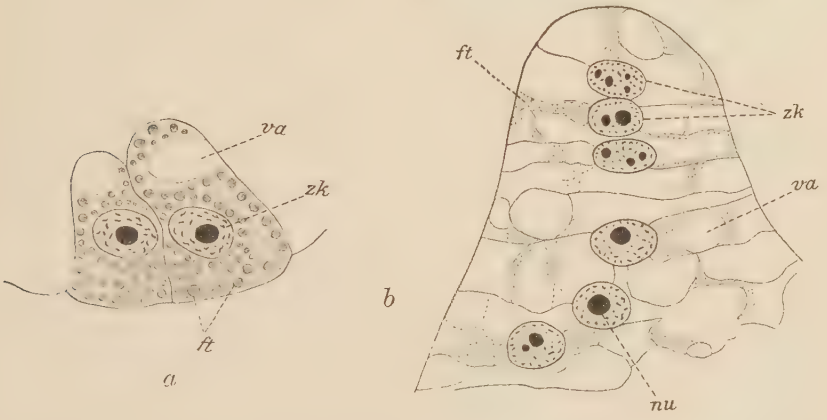


Fig. 5 *a* und *b*.

Fettkörper (Corpus adiposum) aus dem häutigen Flügel. 640 : 1. Fig. 5 *a* zwei scharf konturierte Fettzellen; Fig. 5 *b* mit undeutlichen Zellgrenzen. *ft*, Fettröpfchen; *nu*, Nucleolus; *va*, Vacuole *zk*, Zellkern.

so z. B. auch ganz besonders an der Basis der Subcostalvene. Meist wächst es in kompakten Massen in das Innere der Rippe, also in die Blutflüssigkeit, hinein. Es stellt ein sehr großzelliges Gewebe dar, bei dem man nur noch selten die Zellgrenzen scharf erkennen kann (Fig. 5 *a*). Überall zeigen sich erhebliche Vacuolen (*va*) in den Zellen. Den übrigen Teil der Zelle findet man mit mehr oder weniger großen Fettröpfchen (*ft*) angefüllt (Fig. 5 *a* und 5 *b*).

Die Kerne der Fettzellen (*zk*) zeichnen sich durch ihre erhebliche Größe aus (10 μ lang, 8 μ breit) und heben sich durch ihre scharfe Konturierung deutlich von den übrigen Zellelementen ab. In den meisten Kernen findet man einen ansehnlichen (3 μ), stark färbbaren Nucleolus sowie kleinere Chromatinteile.

Der ganze übrige Hohlraum der Flügelrippen ist mit der Blutflüssigkeit angefüllt. Sie nimmt nach der Behandlung mit Hämatoxylin eine blasse blaue Färbung an. Ihrer Hauptsache nach besteht sie aus einer homogenen Substanz, der eigentlichen Blutflüssigkeit (Fig. 6). Außerdem findet man fast überall zellige Gebilde in ihr vor, die Blutzellen (in Fig. 6 deren drei).

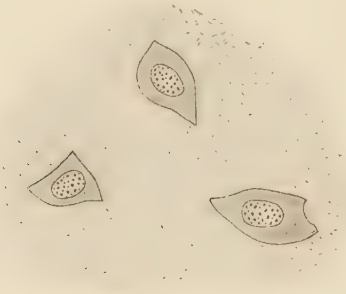


Fig. 6.
Blutflüssigkeit aus der Subcostalvene mit drei Blutzellen. 640 : 1.

Diese haben meist eine längsovale, amöboide, d. h. in einzelne Spitzen ausgezogene Gestalt. Ihr Kern ist ziemlich chromatinreich, und zwar ist das Chromatin in feinen Körnchen gleichmäßig über den ganzen Kern verteilt. Das Protoplasma der Zelle ist von gelblicher Farbe. Meist findet man die Blutzellen zu kleineren Gruppen vergesellschaftet.

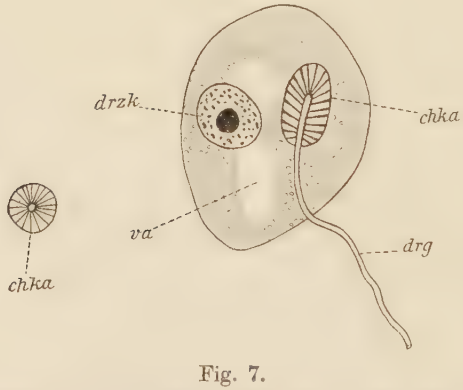


Fig. 7.
Drüsenzelle aus der Subcostalvene. 640 : 1. *chka*, Binnenblase; *drg*, Drüsenausführungsgang; *drzk*, Drüsenzellkern; *va*, Vakuole (?).

Endlich muß als konstanter Inhalt der Flügelrippen das Drüsengewebe erwähnt werden. Drüsenzellen finden sich in ziemlich erheblicher Menge über den ganzen Flügel verteilt. Meist liegen sie gruppenweise zwischen den Hypodermiszellen. Oft nehmen diese Gruppen solche Dimensionen an, daß sie tief in die Höhlung und also in die Blutflüssigkeit hineinragen.

Einzelne dieser Drüsenzellen in den Flügelrippen zeigen oft in geradezu schematischer Weise den Bau der Drüsenzellen, wie das aus Fig. 7 zu ersehen ist. Im Innern der Zelle bemerken wir einen deutlichen Kern (*drzk*), den Secretausführungsgang (*drg*) mit der Binnenblase (*chka*) [in der Hauptfigur im Längsschnitt, links davor im Querschnitt]

und zwei verschieden große Vacuolen (*va*), die aber wohl nur als Kunstprodukte aufzufassen und auf die Konservierung mit Henningsscher Lösung zurückzuführen sind, da sie nach A. Casper bei der Verwendung von Flemmingscher Lösung nicht auftreten. Der übrige Teil der Zelle wird vom Protoplasma mit der Secretflüssigkeit ausgefüllt. Die Kerne (Fig. 7 *drzk*) gleichen sehr denen der Fettzellen, zumal sie ebenfalls im Besitze eines großen Nucleolus sind[1].

b. Die Anordnung der Sinneskuppeln an der Basis der häutigen Flügel.

An der Basis der Subcostalvene von *Dytiscus marginalis* findet man vier verschiedene Gruppen von Sinnesorganen. Drei davon gehören zu den sogenannten poriferen Sinnesorganen; es sind also typische Hautsinnesorgane, d. h. bei ihnen stehen die Nervenendigungen mit eigenartigen Chitindifferenzierungen in Verbindung, und zwar sind sie sämtlich zu der Gruppe der kuppelförmigen Organe zu rechnen. Die vierte Gruppe liegt ganz im Innern der Rippe verborgen und steht in keiner Beziehung zu irgendwelchen Chitinbildungen des Integuments. Wegen der in ihren Nervenenden vorkommenden Stifte müssen wir sie zu den Chordotonalorganen zählen (Fig. 4 *cho*).

Die Subcostalrippe ist an ihrer Basis ziemlich bedeutend erweitert, distalwärts verengt sie sich aber bald (Fig. 1 *SV*). Zwei der Sinneskuppelgruppen liegen ganz an der Basis, d. h. der erweiterten Stelle dieser Rippe, die eine von ihnen, die Costalgruppe, ventral schon mehr auf der Costalrippe, die hier noch mit der Subcostalrippe kommuniziert (Fig. 2 *cg* und Fig. 1 *cg*), die andre, die proximale Subcostalgruppe, lateral und zwar nach dem Vorderrande des Flügels zu, dicht an die Costalrippe anstoßend (Fig. 1, 2 *psg*), so daß sie vollständig davon bedeckt wird. Die dritte endlich, die distale Subcostalgruppe, findet sich ein ganzes Stück weiter distal, da wo die Rippe sich bereits bedeutend verengt hat, ziemlich dorsal, wenn auch etwas mehr nach dem Vorderrande des Flügels zu (Fig. 1, 4 *dsg*).

Genau ventral von ihr zieht sich durch das Innere der Rippe hindurch nach deren Boden hin das Chordotonalorgan (Fig. 4 *cho*). Denken wir uns die drei Sinneskuppelgruppen auf eine Ebene projiziert, so können wir uns ihre Lage zueinander durch die dadurch

[1] Weiter brauche ich bzgl. der Drüsenzellen auf Einzelheiten nicht einzugehen, da ihre Histologie in einer besonderen Untersuchung von A. Casper behandelt ist (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CVII, 1913).

entstehende Figur eines sehr spitzwinkligen, fast gleichschenkligen Dreiecks veranschaulichen. Die eine Gruppe (*dsg*) finden wir an der Spitze, die beiden andern (*psg* und *cg*) an den Ecken der Basis (Fig. 1).

Die an der Spitze des Dreiecks gelegene Gruppe wollen wir nach Vogel »distale Subcostalgruppe«, die an der einen Ecke der Basis, der lateralen Außenwand der Subcostalvene, »proximale Subcostalgruppe« und endlich die auf der Ventralseite des Flügels an der Costalrippe gelegene »Costalgruppe« nennen. Es mag an dieser Stelle erwähnt werden, daß Vogel sowohl an dem Vorder- wie Hinterflügel der Lepidopteren die gleichen Gruppen an den homologen Stellen nachgewiesen hat. Der Hauptunterschied ist nur der, daß bei den Lepidopteren nur eine »Subcostalgruppe« vorhanden ist; freilich wird sie meist durch eine Scheidewand in zwei Untergruppen, eine distale und eine proximale getrennt. Es ist vielleicht möglich, daß bei den Käfern beide Untergruppen zu selbständigen Gruppen weiter auseinander gerückt sind.

c. Die distale Subcostalgruppe.

Die bedeutendste Größe von den drei Sinneskuppelgruppen zeigt die an dem spitzen Winkel des Dreiecks gelegene distale Subcostalgruppe (Fig. 1 *dsg*). Sie allein ist schon früher und zwar zuerst von Leydig, dann von Graber beobachtet worden. Gerade sie fiel naturgemäß wegen ihrer offenen, dorsalen Lage, ganz abgesehen von ihrer erheblichen Größe, den Forschern am leichtesten in die Augen. Wir finden sie also, um das noch einmal zusammenzufassen, am weitesten distalwärts von den drei Gruppen gleich hinter dem nicht braun gefärbten Chitinfelde (Fig. 1 *f*) der Subcostalvene, da wo letztere sich bereits zu verengen beginnt und zwar auf dem nach dem Vorderrande des Flügels gelegenen Teile der Dorsalseite (Fig. 1, 4 *dsg*).

Die Gruppe zeigt als Ganzes betrachtet (Fig. 8) eine längliche Gestalt, die sich an beiden Enden verschmälert. Ihre Gesamtlänge beträgt etwa 945 μ, ihre größte Breite 100 μ. Wir können an ihr in gewisser Hinsicht zwei Teile unterscheiden, wenn sie auch nicht scharf von einander getrennt sind, einen kompakteren, bedeutend größeren proximalen Teil (etwa 675 μ) und daran distalwärts anschließend einen weniger dichten, kleineren Teil, bei dem die Sinneskuppeln immer spärlicher werden, bis zuletzt nur noch hier und da eine einzelne Kuppel zu sehen ist. Die Gesamtform ist bei allen Exemplaren dieselbe, die Anordnung und Verteilung der einzelnen Kuppeln namentlich der des distalen Teiles ist aber bei fast jedem Tier wieder etwas anders.

Daraus ist schon ohne weiteres zu ersehen, daß die Gesamtzahl der Kuppeln keine konstante sein kann. Es kann daher auch nur annähernd eine Zahl dafür angegeben werden. Im Durchschnitt werden es etwa 300—400 Kuppeln sein.

Eine einzelne Kuppel erscheint uns bei der Aufsicht als eine kreisförmige Scheibe. Wenn wir auch den genaueren Bau der Kuppeln nur auf Schnitten feststellen können, so läßt sich doch wenigstens schon auf einem Totalpräparat erkennen, daß die Größe der einzelnen Kuppeln eine ziemlich verschiedene ist. Daß bei der Verteilung der verschieden großen Kuppeln aber eine gewisse Gesetzmäßigkeit herrscht, können uns indessen wieder nur Schnitte demonstrieren (Fig. 9, 15 *sk*). Auf Querschnitten (Fig. 9 *sk*) erkennt man, daß die Größe der Kuppeln in der Richtung auf die Costalader (also den Vorderrand des Flügels) abnimmt; der Längsschnitt (Fig. 15) dagegen zeigt uns, wenn auch nicht in so weitgehendem Maße, die Größenabnahme der Kuppeln (*sk*) vom proximalen zum distalen Ende.

Fig. 8.
Distale Subcostalgruppe (Zahl der Kuppeln in Wirklichkeit bedeutend größer). 65 : 1. *d*, distal; *p*, proximal.

Sämtliche Sinnesorgane der drei verschiedenen Gruppen der Flügelbasis gehören, wie schon kurz erwähnt, zu der Abteilung der kuppelförmigen Organe (von Vogel kurz Sinneskuppeln genannt). Berlese unterscheidet dabei zwei Arten: 1) solche, bei denen die Kuppel und damit das ganze Organ tief in das umgebende Chitin eingelassen ist (Sensilli campaniformi endotili) und 2) solche, bei denen sie über das Niveau des umgebenden Chitins emporgehoben wird (Sensilli campaniformi ectotili). Während die von Weinland an den Schwingern der Dipteren und auch die von Günther, Freiling und Vogel am Lepidopterenflügel beschriebenen kuppelförmigen Organe alle

dem letzteren Typus zuzurechnen sind, müssen die zahlreichen von Hochreuther an den verschiedensten Körperteilen (Mundgliedmaßen, Beinen usw.) des *Dytiscus* alle zum ersten Typus gestellt werden. Für die von mir untersuchten Kuppeln ließ sich zwar auf eine gewisse Übereinstimmung mit den gleichen Organen der Halteren und Schmetterlingsflügel rechnen, meine Untersuchungen lehrten mich aber, daß sie streng genommen, weder zu der einen noch der andern Gruppe

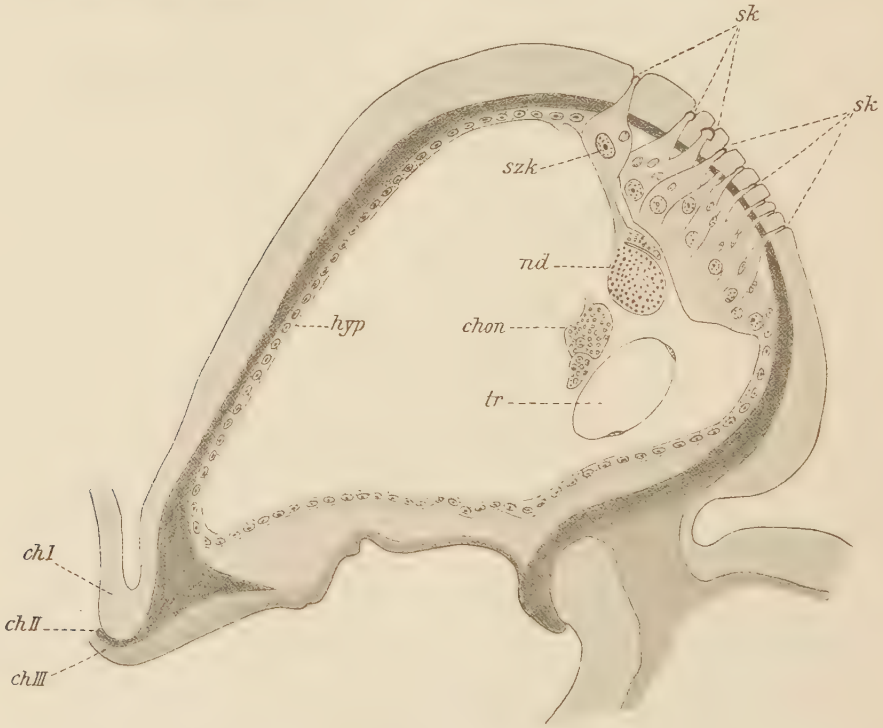


Fig. 9.

Querschnitt durch die Subcostalvene in der Zone der distalen Subcostalgruppe. 175 : 1. *chI—III*, Chitin I—III; *chon*, Chordotonalnerv; *hyp*, Hypodermis; *nd*, Nerv der distalen Subcostalgruppe, *sk*, Sinneskuppeln der distalen Subcostalgruppe; *szk*, Sinneszellkern; *tr*, Trachee.

gehören, vielmehr in der Mitte zwischen beiden stehen und den Übergang zwischen beiden vermitteln.

Bei jedem einzelnen kuppelförmigen Organ haben wir ebenso wie überhaupt bei jedem Hautsinnesorgan zwei Hauptteile zu unterscheiden: 1) die Bestandteile, welche vom Integument geliefert werden und 2) die nervösen Elemente (Sinneszelle mit ihren Nebenzellen und Nerv).

Da das Körperchitin in der Umgebung der Sinneskuppeln der distalen Subcostalgruppe von ziemlich bedeutender Dicke ist (Fig. 9, 10, 11), zeigt es hier auch keine weiteren Komplikationen, abgesehen von dem Porenkanal jedes Organs, der es durchsetzt. Der Porenkanal zerfällt genau genommen in zwei durch die Kuppelmembran voneinander getrennte Teile, einen viel größeren proximalen (*ppk*) und einen kleineren distalen (*dpk*, Fig. 10, 11). In der Nähe der Kuppelmembran (Fig. 10, 11 *km*) ist der Porenkanal stets mehr oder weniger erweitert, so daß auf dem so entstandenen Absatz die Kuppelmembran (*km*) aufsitzen kann. Die Ansatzstelle ist aber bei diesen Sinneskuppeln nur schwer festzustellen, da die Kuppelmembran weitgehend mit dem Körperchitin verwachsen ist und sich daher nicht so deutlich

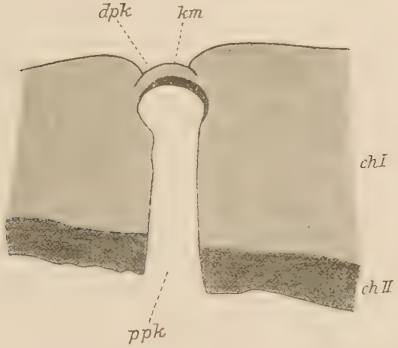


Fig. 10.

Längsschnitt durch Sinneskuppel der distalen Subcostalgruppe (I. Typus). 960 : 1. *chI—II*, Chitin I—II; *dpk*, distaler Porenkanal; *km*, Kuppelmembran; *ppk*, proximaler Porenkanal.

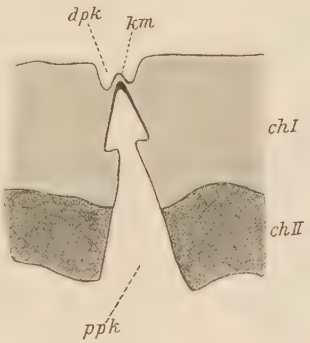


Fig. 11.

Längsschnitt durch Sinneskuppel der distalen Subcostalgruppe (II. Typus). 960 : 1. *chI—II*, Chitin I—II; *dpk*, distaler Porenkanal; *km*, Kuppelmembran; *ppk*, proximaler Porenkanal.

wie bei den von Hochreuther beschriebenen Kuppeln an andern Körperstellen des *Dytiscus* in ihrer ganzen Form erkennen läßt.

Ihr freies (nicht verwachsenes) Stück zeigt uns indessen deutlich, daß sie aus zwei Chitinschichten aufgebaut ist (Fig. 10, 11). Die wichtigste und dickste der beiden ist jedenfalls die distale Lamelle, deren Chitin als Fortsetzung des braunen Körperchitins aufzufassen ist. Sie ist ein so feines Häutchen, daß sie uns fast farblos erscheint. Unmittelbar unter ihr stoßen wir auf eine mit Hämatoxylin sich sehr dunkel färbende (Fig. 14 *pm*) Zone. Ihre Substanz erinnert ganz an das uns schon bekannte weiche Chitin, das fast überall im Flügel in allerdings geringer Dicke das braune Chitin unterlagert. Diese Substanz kleidet nun aber nicht etwa auch den ganzen proximalen Poren-

kanal aus, sondern reicht nur bis zur Ansatzstelle der eigentlichen Kuppelmembran; sie unterlagert, mit andern Worten gesagt, die ganze Kuppelmembran. In der Mitte der Kuppel zeigt sie die größteDicke, nach den Seiten hin nimmt sie allmählich an Stärke ab, bis sie etwa an der Ansatzstelle der Kuppelmembran ganz schwindet (Fig. 10, 11, 14).

Zweifellos haben wir es in dieser Schicht mit der von Vogel als »Polstermasse« bezeichneten Substanz zu tun, die aber Hochreuther bei den von ihm untersuchten Kuppeln von *Dytiscus* nicht fand, was wohl seine Erklärung darin findet, daß »Sensilli campaniformi endotili« einer besonderen Vorrichtung zur Aussteifung und Stütze ihrer zarten Kuppeln ihrer Lage wegen nicht so sehr bedürfen.

Die Polstermasse der Kuppeln an der Basis der Flügel zeigt uns als Ganzes betrachtet allein noch die Form der eigentlichen Kuppelmembran. Daß diese Form der Kuppel früher eigen gewesen ist und die Kuppelmembran sich ursprünglich wohl schärfer und weiterhin vom Körperchitin abgehoben hat, dafür sprechen einzelne Querschnitte (Fig. 10), welche noch die Trennungsfläche von der Kuppelmembran und dem Körperchitin andeuten. Auf solchen Querschnitten (Fig. 10, 11, 14) zeigt die Polstermasse eine sichelförmige oder hufeisenförmige Figur. Weinland fand sie bei fast allen Kuppeln der Halteren und nannte sie nach dem Querschnittsbild kurzweg »Hufeisen«. Auch Berlese gibt bei Besprechung der kuppelförmigen Organe von ihr eine Abbildung und nennt sie »Pezzo semilunare«.

Nur soweit als bisher betrachtet stimmen alle Kuppeln der distalen Subcostalgruppe in ihrem feineren Bau überein. Wollen wir darin noch weiter gehen, so müssen wir sie in Gruppen teilen. Es lassen sich zwei Haupttypen von Kuppeln unterscheiden, die sich äußerlich schon durch ihre verschiedene Größe voneinander trennen lassen; prinzipiell besteht zwischen beiden aber kein Unterschied. Zudem leiten Übergangsformen von dem einen Typus zum andern über. Fig. 10 stellt uns eine Kuppel vom ersten Typus, Fig. 11 eine solche vom zweiten dar. Der Hauptunterschied liegt in der Form der Polstermasse und damit auch der eigentlichen Kuppelmembran. Während beim ersten Typus (Fig. 10) die Kuppelmembran die für die Abteilung der kuppelförmigen Organe charakteristische Form einer Glocke zeigt, nach der sie auch als glockenförmige Organe bezeichnet werden (campaniformi! Berlese), finden wir sie beim zweiten Typus (Fig. 11) als einen mehr oder weniger spitzen Kegel ausgebildet. Ein weiterer Unterschied liegt in der Ausbildung der Ansatzstelle für die Kuppelmembran. Bei dem zweiten Typus (Fig. 11) erweitert sich hier der

Porenkanal ganz plötzlich, so daß ein scharfer Winkel entsteht, beim ersten Typus (Fig. 10) dagegen allmählich in einer mehr oder weniger sanft gebogenen Linie.

Vergleichen wir endlich die Sinneskuppeln der distalen Subcostalgruppe mit den gleichen Organen einerseits an den Flügeln der Lepidopteren und anderseits den Dipterenschwingern, so läßt sich konstatieren, daß sie ebenso wie die Sinneskuppeln am Schmetterlingsflügel eine vollständig geschlossene und gleichmäßig gekrümmte Kuppelmembran erkennen lassen, während letztere an den Kuppeln der Halteren Spalten sowie Einsenkungen in sich zeigt.

Wir kommen nunmehr zum zweiten wesentlichen Bestandteil unserer Organe, den nervösen Elementen:

Gleichzeitig mit einer Trachee tritt, wie schon kurz erwähnt, ein starker Nervenast am Grunde der Subcostalvene in diese ein. Zuerst sehen wir ihn auf der dem Flügelvorderrande abgewandten Seite verlaufen (Fig. 2 *sn*), dicht neben der Trachee (*tr*) umspült von der Blutflüssigkeit. Sobald er in die Gegend der proximalen Subcostalgruppe gelangt ist, zweigt er mehrere kleinere Äste ab, von denen zwei etwas deutlicher hervortreten. Diese Abzweigungen versorgen die Organe der proximalen Subcostalgruppe mit den nötigen Nervenfasern. Dabei läßt aber der Hauptnerv kaum eine Abnahme in bezug auf seine Dicke erkennen. Von dieser Stelle an rückt er nun immer mehr nach der andern (entgegengesetzten) Seitenwand der Rippe (also in der Richtung auf den Flügelvorderrand) und auch zugleich etwas dorsalwärts (Fig. 3, 4 u. 9). Stets wird er dabei von der Trachee begleitet, allein diese folgt ihm nicht nach der Dorsalseite der Rippe schiebt sich vielmehr unter ihm darunterweg, so daß sie wieder fast an die Seitenwand der Rippe, wenn auch diesmal an die entgegengesetzte zu liegen kommt. Hat der Nerv den Anfang der distalen Subcostalgruppe erreicht, so fasert er sich bandförmig in die einzelnen Nervenfasern auf, von denen jede in eine Sinneszelle eintritt. Am distalen Ende des Organfeldes (Fig. 15 *nf*) ist er bis auf ein ganz unbedeutendes Ästchen zusammengeschrumpft, das noch weiter distalwärts in die Subcostalvene vordringt. Bereits am proximalen Ende der distalen Gruppe hat der Nerv einen starken Ast, den Chordotonalnerven (Fig. 9, 15 *chon*), der sich gleich weiter in feine Nervenästchen teilt, nach der Ventralseite der Subcostalvene abgespalten; deren Nervenfasern treten schließlich in die Endschläuche des Chordotonalorgans ein, das wir schon früher erwähnt und seiner Lage nach kurz bezeichnet haben (Fig. 4, 15 *cho*).

Die nervösen Endorgane der distalen Subcostalgruppe zeigen in ihrer Gesamtheit, der ansehnlichen Zahl der Kuppeln entsprechend, recht erhebliche Dimensionen. Die gesamte Nervenendigungsmasse (Sinneszellen und Hüllzellen) erscheint uns auf einem Querschnitt durch die Subcostalvene (Fig. 9), wenn wir von dem eigentlichen Nerven absehen, als ein breiter Streifen, der noch ein beträchtliches Stück breiter ist als das äußere Organfeld und sich an seinen Rändern immer mehr verschmälert, um endlich in die schmale Zellreihe der Hypodermis überzugehen (*hyp.*).

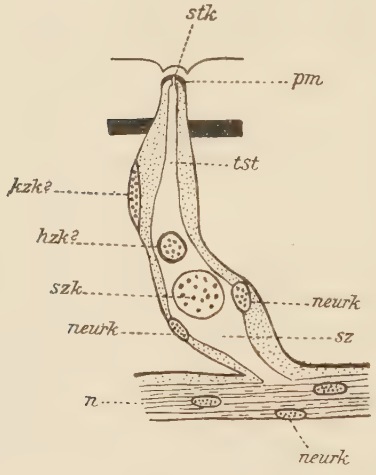


Fig. 12.

Längsschnitt $\frac{1}{7}$ durch Sinneskuppel der distalen Subcostalgruppe mit nervösen Elementen (etwas schematisiert). 372 : 1. *hzk?*, Hüllzellkern?; *kzk?*, Kappenzellkern?; *n*, Nerv; *neurk*, Neurilemmkern; *pm*, Polstermasse; *stk*, Stiftkörperchen; *sz*, Sinneszelle; *szk*, Sinneszellkern; *tst*, Terminalstrang.

Jede der bereits genauer besprochenen Sinneskuppeln steht mit einer Sinneszelle (*sz*) und zwar, um das gleich zu betonen, mit einer einzigen Sinneszelle und deren Nebenzellen in Verbindung, wie das auf einer ganzen Reihe von Figuren (9, 12, 13, 15) deutlich zu sehen ist.

Sehr genaue Beschreibungen des nervösen Zellapparates der Sinneskuppeln an den Schmetterlingsflügeln verdanken wir Freiling und ganz besonders Vogel. Nach letzterem sind es vier Zellen, die den Zellapparat einer Sinneskuppel zusammensetzen: 1) die Sinneszelle, 2) die Hüllzelle, 3) die Kuppel- oder Kappenzelle und 4) eine Neurilemmzelle. Nach Hochreuther scheinen die Verhältnisse bei den von ihm an *Dytiscus* untersuchten Kuppeln ganz ähnlich zu liegen. Auch mir sind häufig Bilder auf meinen Schnitten zu Gesicht gekommen, welche die Befunde von Vogel nur bestätigen, wenn ich auch nicht wie letzterer in der Lage war, die Verhältnisse an Totalpräparaten studieren zu können. An der Hand von Fig. 12, die uns eine etwas schematisierte Wiedergabe dieses Zellapparates einer Kuppel von *Dytiscus* gibt, ebenso der Fig. 9, 13 und 15 wollen wir nun meine Befunde genauer darlegen.

Die Sinneszellen mit ihren Nebenzellen verlaufen im allgemeinen ziemlich schräg zur Chitinoberfläche, so daß man sie selbst auf guten

Querschnitten (Fig. 9 u. 13 *sz*) durch die Flügelbasis nicht ihrem ganzen Verlaufe nach sehen kann. Um so besser lassen sie sich aber auf den entsprechenden Längsschnitten duch die Subcostalvene verfolgen (Fig. 12, 15). In Fig. 15 erkennt man deutlich, wie der Nerv eine Faser nach der andern abgibt, wie dann jede in eine Sinneszelle eintritt, um in ihr zu verschwinden. Die Sinneszellen (*sz*) zeigen den bekannten bipolaren Typus; die Verbindung mit dem Nerven ebenso wie mit der Kuppelmembran bilden zwei schmale Stücke der Zelle, zwischen die sich ein ziemlich bedeutend erweiterter Teil derselben einschiebt. Die Größe der Sinneszellen ist verschieden, die am proximalen Ende der Gruppe gelegenen sind bedeutend größer (länger) als die am distalen Ende des Organfeldes, deswegen schon, weil der Nerv dort noch weiter vom Integument (Kuppeln) entfernt ist, anderseits auch, weil die Kuppeln am proximalen Ende gewöhnlich am größten sind und daher auch eine voluminösere Sinneszelle verlangen.

Im Innern der oft birnenförmigen Erweiterung der Sinneszelle (Fig. 12 *sz*) finden wir einen kugeligen bis ellipsoiden Kern (Fig. 13 *szk*) von so erheblicher Größe (10—14 μ), daß man schon daran die Kerne der Sinneszellen immer leicht von denen der Nebenzellen unterscheiden kann. Im Kerne selbst sehen wir neben einem feinen Chromatingerüst meist auch einige größere Chromatinbrocken, oft auch ein besonders deutliches (größeres), nucleolusartiges Stück. Um den Kern herum hebt sich eine ringförmige Zone deutlich vom übrigen Zelleib ab (Fig. 13). Der distale Teil dsr Sinneszelle ist bedeutend verengt zum sogenannten Terminalstrang, der in den Porenkanal eintritt (Fig. 12 *tst*). Ich muß gestehen, daß ich außer diesem letzteren (Terminalstrang) keine Zellgrenzen weder zwischen Sinneszelle und Nebenzellen, noch zwischen den verschiedenen Nebenzellen selbst habe erkennen können.

Jede Sinneszelle wird von einem ziemlich dicken Mantel von Nebenzellen eingehüllt (Fig. 12, 13). Man kann dabei etwa dreierlei verschieden strukturierte Kerne und damit also auch ebensoviel Zellarten unterscheiden. Zunächst fallen uns Kerne auf von mehr länglicher Gestalt mit ziemlich viel Chromatin, die dadurch an die Sarcolemmkerne der Nerven erinnern; eine Verwechslung mit diesen ist aber schon durch ihre bedeutendere Größe ausgeschlossen, auch sind sie an beiden Enden scharf zugespitzt (Fig. 12 und 13 *kzk*?). Sie haben eine ziemlich konstante Lage und befinden sich meistenteils am weitesten distal von allen Kernen. Vielleicht haben wir in ihnen die Kappen oder Kuppelzellkerne Vogels zu erblicken.

Daneben findet man weiter proximalwärts um den Sinneszellkern

herum verschiedenartige Kerne von mehr rundlicher Gestalt; teilweise zeigen diese größere Ähnlichkeit mit den Kernen der Hypodermis und fallen durch ihre ausgesprochen runde Gestalt und ihre Lage in unmittelbarer Nähe der Sinneszelle (etwas distalwärts von ihr) auf (Fig. 12, 13 *hzk*?) — vielleicht dürfen wir sie mit den Hüllzellkernen Vogels gleichsetzen — teilweise lassen sie (und zwar die um den

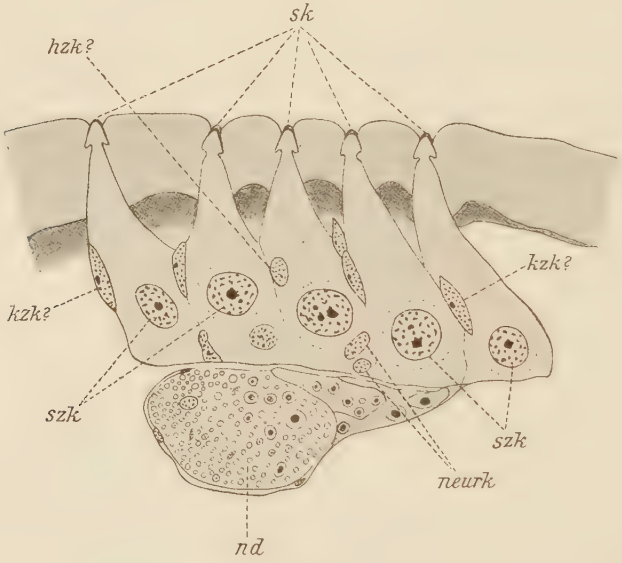


Fig. 13.

Längsschnitt durch fünf Sinneskuppeln (II. Typus) der distalen Subcostalgruppe. 640 : 1. *hzk*?, Hüllzellkern?; *kzk*?, Kappenzellkern; *nd*, Nerv der distalen Subcostalgruppe; *neurk*, Neurilemmkern; *sk*, Sinneskuppel; *szk*, Sinneszellkern.

proximalen Teil der Sinneszelle gelegenen) große Übereinstimmung mit den Sarcolemmkernen erkennen und müssen mit der Sarcolemmzelle Vogels verglichen werden (Fig. 12, 13 *neurk*).

Es bleibt uns endlich übrig, noch etwas über den eigentlichen Nervenendapparat der Kuppeln mitzuteilen. Auch darüber haben uns die Arbeiten Vogels und Hochreuthers ziemlich volle Klarheit verschafft. Danach läuft das distale Ende der Sinneszelle in einen hochdifferenzierten Terminalstrang aus, der mit einem höchst eigenartigen Stiftkörperchen in der Mitte der kuppelförmigen Membran ansetzt. Auch bei den Sinneskuppeln der distalen Subcostalgruppe von *Dytiscus* (Fig. 12, 14) verjüngt sich der Terminalstrang (*tst*) an seinem distalen Ende ziemlich plötzlich ganz bedeutend zu einer feinen Spitze (Stiftkörperchen) (*stk*), die durch die Polstermasse (*pm*) hin-

durchdringt und sich an der Kuppelmembran (*km*) genau in ihrem Centrum anheftet. Ein Eindringen des Stiftkörperchens in die Kuppelmembran, wie es teilweise von Vogel und Hochreuther beschrieben worden ist, war nicht zu beobachten. Etwas Genaueres über den feineren Bau des Stiftkörperchens sowie den im Terminalstrang verlaufenden Achsenfaden konnte ich bei der geringen Größe der Organe von *Dytiscus* nicht konstatieren. Ich möchte nur noch erwähnen, daß das in Fig. 14 gegebene Bild von dem Nervenendapparat einer

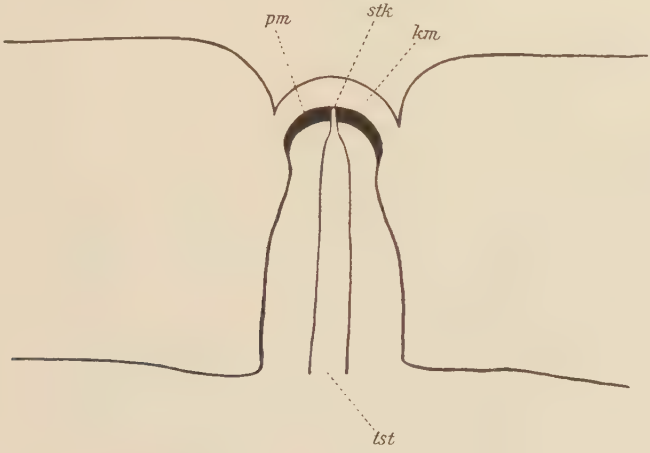


Fig. 14.

Längsschnitt durch Sinneskuppel der distalen Subcostalgruppe (sehr stark vergrößert). *km*, kuppelförmige Membran; *pm*, Polstermasse; *stk*, Stiftkörperchen; *tst*, Terminalstrang.

Sinneskuppel von der distalen Subcostalgruppe fast vollständig übereinstimmt mit einer Abbildung der gleichen Verhältnisse einer Kuppel der Subcostalgruppe von *Larentia bil.*, die Vogel in seiner Arbeit über die Sinneskuppeln am Schmetterlingsflügel gibt.

d. Das Chordotonalorgan in der Subcostalvene.

Leydig, der ja die Sinneskuppeln der distalen Subcostalgruppe von *Dytiscus* zuerst untersucht hat, freilich nur präparativ ohne Anwendung der Schnittmethode, war durch seine Untersuchungen dazu geführt worden, sie als in Verbindung mit Hörstiften stehende Hautsinnesorgane anzusehen. Er hatte, wie er selbst mitteilt, einfach den Nerven aus der Subcostalvene herausgezogen, fand daran eine Reihe von Nervenendigungen mit Hörstiften (Endschläuchen), sah, daß diese Schläuche abgerissen waren, also vorher an irgendeiner Stelle festgesessen haben mußten und glaubte nun, da zufällig Kuppeln an der

entsprechenden Stelle im Chitin vorhanden waren, daß diese Schläuche mit den Poren im Chitin im Zusammenhang gestanden haben müßten.

Auch Graber hat sich später von dieser falschen Annahme bei seinen Untersuchungen leiten lassen. Zwar war er sich wohl bewußt, daß nur gute Querschnitte bzw. Längsschnitte sicheren Aufschluß über die etwaige Zusammengehörigkeit von Skolopophoren und Kuppeln geben könnten, allein die Schwierigkeit bzw. Unmöglichkeit, solche in brauchbarer Form herzustellen, hinderten ihn nicht, diese ihm selbst unsicher erscheinenden Befunde auf sämtliche kuppelförmige Hautsinnesorgane an der Flügelbasis der Hexapoden zu übertragen und diese Organe unter dem Sammelnamen »porifere Chordotonalorgane« zusammenzufassen.

Die beiden Querschnittsbilder durch die Subcostalvene, die er in seiner Abhandlung gibt, lassen beide auf eine recht schlechte Konservierung schließen, und es fällt daher auf, daß er trotzdem in den Sinneszellen der Kuppeln überall deutliche Querschnittsbilder durch Stifte beschreibt, obwohl solche schon bei gut konserviertem Material nicht leicht zu erkennen sind.

Graber hatte zwar den richtigen Weg zur sicheren Feststellung des strittigen Punktes angegeben, allein wegen der damals unüberwindlichen, technischen Schwierigkeiten konnte er ihn nicht bis zum Endziel gehen. Heute ist dies eher möglich. Schon die ersten Querschnitte durch die Subcostalvene von *Dytiscus* fielen recht gut aus, so daß sich alle Details genau daran studieren ließen. So konnte ich zwar deutlich erkennen, daß jede Kuppel, wie das im vorhergehenden Abschnitt der Arbeit bereits genauer auseinandergesetzt wurde, mit einer großen Sinneszelle in Verbindung stehe, daß aber in dem Sinnesschlauch, wenn ich den distalen Fortsatz der Sinneszelle so nennen darf, nirgends etwas von einem Hörstifte zu sehen sei; dagegen fielen mir ventralwärts von den Hauptnerven in der Nähe der Trachee weitere Querschnitte von kleineren Nervenästen, daneben solche durch Schläuche mit großen Zellkernen und endlich auch mit ringförmigen Gebilden (Querschnitte durch Hörstifte) auf.

Sodann war mir aber auch schon bei herauspräparierten Subcostalnerven aufgefallen, daß längst nicht so viel Endschläuche vorhanden seien als Kuppeln, daß aber anderseits den Endschläuchen gegenüber auf dem Nerven eine große Menge von Sinneszellen sitze, deren Gesamtform der des Porenfeldes ungefähr entsprach. Es soll erwähnt werden, daß schon Leydig auf diese Tatsache aufmerksam machte.

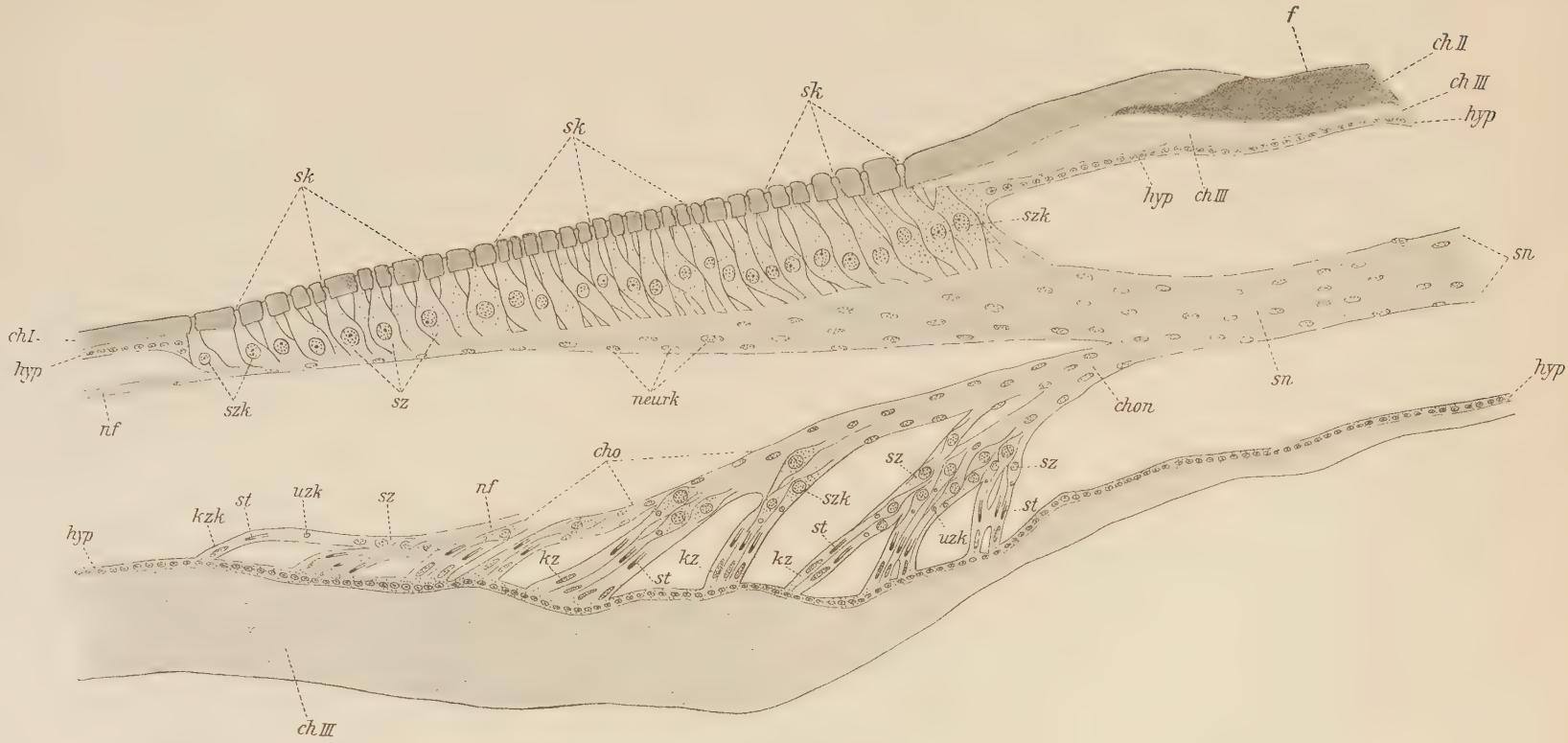


Fig. 15.

Längsschnitt durch die Basis der Subcostalvene (oben: distale Subcostalgruppe (*sk*), unten: Chordotonalorgan (*cho*]). 175 : 1. *chI—chIII*, Chitin I—III; *cho*, Chordotonalorgan; *chon*, Chordotonalnerv; *f*, farbloses Feld; *hyp*, Hypodermis; *kz*, Kappenzelle; *kzk*, Kappenzellkern; *neurk*, Neurilemmkern; *sk*, Sinneskuppel der distalen Subcostalgruppe; *sn*, Subcostalnerv; *st*, Stift; *sz*, Sinneszelle; *szk*, Sinneszellkern; *uz*, Umhüllungszelle; *uzk*, Umhüllungszellkern; *nf*, distales Ende des Subcostalnerven.

Da man nun aber auf Querschnitten durch die Subcostalvene wegen des Verlaufs der Endschläuche nur Querschnittsbilder von den Stiften erhält, konnte ich mich erst auf den entsprechenden Längsschnitten durch die Subcostalrippe von der sicheren Anwesenheit der Stifte und dem genaueren Verlauf des Chordotonalorgans überzeugen und damit die strittige Frage sicher entscheiden.

Wenn auch seit Graber das Chordotonalorgan in der Subcostalvene der Käfer keine weitere Bearbeitung gefunden hat, so sind doch in letzter Zeit von Vogel ausführliche Studien über die Chordotonalorgane in der Wurzel der Schmetterlingsflügel veröffentlicht worden. Während Vogel im Vorderflügel Chordotonalorgane in mehreren Rippen fand, zeigte sich im Hinterflügel ebenso wie bei den Käfern nur die Subcostalvene im Besitz eines solchen.

Bei *Dytiscus* spaltet sich etwa in der Gegend des proximalen Endes der ersten Subcostalgruppe, wie wir schon kurz hörten, vom Hauptnerven ein ziemlich starker Seitenast, der Chordotonalnerv (Fig. 15 *chon*) ab, der sich ganz allmählich immer mehr der ventralen Seite der Rippe nähert und dabei fortwährend kleinere Seitenäste oder auch hier und da einzelne Nervenfasern abgibt. Jede Nervenfaser führt zu einem Endschlauch oder Skolopophor, der sich schließlich am Integument der Ventralseite anheftet.

Die Skolopophoren (Endschläuche) kommen selten in der Einzahl vor (in Fig. 15 ganz links), vielmehr sind sie fast stets zu mehreren zu einem Skolopophorensystem oder -bündel vereinigt. Solche Bündel enthalten gewöhnlich vier bis neun Endschläuche; das kann man daraus schließen, daß man auf Längsschnitten durch das Organ (Fig. 15) gewöhnlich zwei bis vier Skolopophoren in einer Ebene nebeneinander findet, auf Querschnitten (Fig. 16) nur zwei bis drei. Das ganze Chordotonalorgan zeigt etwa dieselbe Länge wie die distale Subcostalgruppe (Fig. 15), ja es reicht noch etwas über letztere hinaus. Es ist aber nur von geringer Breite, wie man auf Querschnitten durch die Basis der Subcostalvene konstatieren kann. Hier (Fig. 16) erblickt man meist nur zwei Endschläuche nebeneinander. Man kann die geringe Breite auch schon daraus folgern, daß man gewöhnlich nur zwei Längsschnitte von 7—10 μ Dicke durch das Organ bei einem Objekt anfertigen kann.

Die Fig. 16 soll die Lage und Anordnung des Chordotonalorgans genauer erläutern: ganz oben erblicken wir den Durchschnitt durch den Hauptnerven (*nd*), der die Sinneskuppeln der distalen Subcostalgruppe versorgt. Unmittelbar daran schließt sich ventralwärts

die Trachee (*tr*) und an sie fest angeschmiegt das Chordotonalorgan (*cho*) an. Das Chordotonalorgan selbst läßt dorsal dicht an der Trachee (*tr*) den Chordotonalnerven (*chon*) und im Anschluß daran die Querschnittsbilder durch eine ganze Reihe von Endschläuchen erkennen (*cho*). Ganz ventral endlich finden wir auch das äußerste distale Ende (*kz*) eines Skolopophors, wie es an der Hypodermis (*hyp*) bzw. dem Integument ansitzt.

Die freie Lage des Chordotonalorgans im Innern der Subcostalvene, dazu die doppelte Anheftung der Endschläuche einerseits an dem Hauptnerven, andrerseits am Integument verleihen diesem Organ einen saitenartigen Charakter (vgl. Fig. 15).

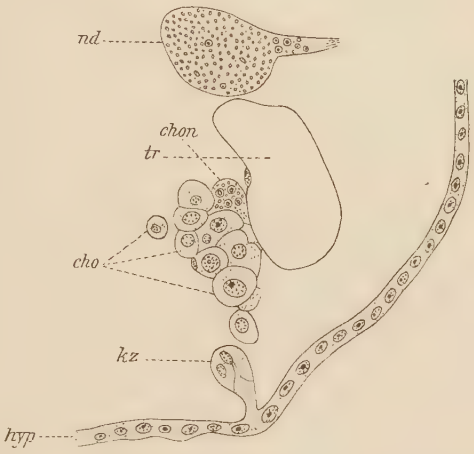


Fig. 16.

Querschnitt durch das Chordotonalorgan in der Subcostalvene. 310 : 1. *cho*, Chordotonalorgan; *chon*, Chordotonalnerv; *hyp*, Hypodermis; *kz*, Kappenzelle; *nd*, Nerv der distalen Subcostalgruppe; *tr*, Trachee.

Die Gesamtzahl der Endschläuche mag etwa 30—40 betragen. Die Zahl läßt sich nicht leicht genau angeben, da man sich beim Zählen der Stifte auf Schnitten leicht täuschen kann wegen ihrer geringen Größe; und bei dem herauspräparierten Nerven weiß man nie genau, ob nicht etwa einzelne Endschläuche an andrer Stelle abgerissen und damit in der Subcostalvene zurückgeblieben sind.

Es ist eine bekannte Tatsache, daß bei den tympanalen Chordotonalorganen der Orthopteren das Integument zusammen mit einer Trachee ein Trommelfell bildet und ferner bei den atympanalen Chordotonalorganen der Orthopteren ebenso wie bei den tibialen Organen anderer Insekten (z. B. Formiciden) sich eine Trachee in der Nähe des Chordotonalorgans stark erweitert und mit diesem eng vereinigt zeigt. Da nun aber auch die in allerletzter Zeit von Vogel untersuchten Chordotonalorgane solche Tympanaleinrichtungen und Tracheenblasen wenigstens bei den höheren Formen aufweisen, lag der Gedanke nahe, etwas Ähnliches auch bei *Dytiscus* zu vermuten.

Von einer Tympanalbildung durch das Integument, dem die

Endschläuche ansitzen, kann bei *Dytiscus* keine Rede sein; wir brauchen uns nur das betreffende Chitinstück auf den Fig. 4, 9, 15 anzusehen und mit dem benachbarten Chitin oder andern Querschnitten durch die Subcostalvene, z. B. Fig. 3, zu vergleichen. Es ist aber auch nicht die Spur irgendwelcher Durchschnittsverringerungen im Chitin zu erkennen. Fig. 15 zeigt eher das Gegenteil.

Etwas anders scheint es sich mit der in der Subcostalvene verlaufenden Trachee zu verhalten, wenn sie auch nicht etwa eine komplizierte Blase bildet, bei der durch eine besondere Klappvorrichtung automatisch die in ihr gesammelte Luft am Entweichen verhindert wird, wie sie Schwabe bei den tympanalen Sinnesapparaten der Acridier beschreibt. Wie wir bereits an andern Stellen hörten, verläuft stets neben dem Hauptnerven der Subcostalvene eine Trachee und zwar zunächst ganz dicht neben demselben. Erst in der Zone des proximalen Teils der distalen Subcostalgruppe trennt sie sich etwas mehr von ihm, insofern als der Nerv sich nun mehr der Dorsalseite zuwendet. Von hier ab folgt sie ganz dem Chordotonalnerven und weiterhin den Endschläuchen des Chordotonalorgans, so daß letztere zum Teil der Trachee dicht aufgelagert sind. In Fig. 15 ist die Trachee der Übersichtlichkeit der Figur wegen weggelassen worden; dagegen deuten uns diese Verhältnisse die Fig. 4 und 16 *cho* an.

Aber die Übereinstimmung des Chordotonalorgans von *Dytiscus* mit den gleichen Organen andrer Formen geht, was die Trachee anbelangt, in gewissem Sinne noch weiter. Sie ist nämlich in der Zone des Organs, wenn auch nicht gerade bedeutend, so doch immerhin noch etwas erweitert. Während wir sie nämlich am Grunde der Rippe in der Nähe der proximalen Subcostalgruppe (Fig. 2 *tr* in *SV*) ziemlich zusammengepreßt finden, zeigt sie sich in der Nähe des Chordotonalorgans stark aufgebläht (Fig. 4, 9, 16).

Es bleibt uns noch übrig, etwas genauer auf den feineren Bau der Endschläuche einzugehen. Jeder Endschlauch oder Skolopophor stellt ein langes schlauchförmiges Gebilde dar. Heute wissen wir durch die vorzüglichen Untersuchungen Schwabes, weiterhin aber durch die Schöns und Vogels, daß dieser im allgemeinen aus drei aufeinanderfolgenden Zellen zusammengesetzt ist. Schwabe gibt etwa folgende Definition für einen Endschlauch: Unter einem Endschlauch versteht man eine lang ausgezogene Sinneszelle (Ganglienzelle der Autoren), welche an ihrem distalen Ende von zwei Hüllzellen bekleidet wird und mit diesen zusammen ein schlauchförmiges Gebilde vorstellt. An sein proximales Ende tritt eine Nervenfaser heran, mit dem distalen

Ende heftet er sich an die Hypodermis an. Die Sinneszelle schließt in ihrem distalen Ende das charakteristische stiftförmige Körperchen ein.

Auch bei den Endschläuchen von *Dytiscus* konnte ich dieselben Bestandteile konstatieren. Es war nicht allzu schwer aus der Zahl und Form der vorhandenen Kerne die drei den Schlauch zusammensetzenden Zellarten nachzuweisen, d. h. die Sinneszelle (*sz*) und die beiden Hüllzellen (Fig. 17). Wenn wir vom proximalen Teil des Endschlauches ausgehen, kommen wir zuerst zur Sinneszelle (*szk*). Sie zeigt den für alle sensorischen Zellen bekannten bipolaren Bau. Wir können nämlich zwei Fortsätze an ihr unterscheiden, einen peripheren, welcher das Nervenende (*stw*) umschließt und einen centralen, der zu dem das Organ versorgenden Nerven führt und damit also die Verbindung mit dem Centralorgan herstellt.

In dem stark erweiterten Teil der Sinneszelle, die übrigens von einem Mantel von Hüllzellen umgeben wird (Fig. 17 *hzk*) — diese Hüllzellen dürfen aber nicht mit den beiden großen Hüllzellen des Endschlauchs verwechselt werden — finden wir einen großen kugeligen oft allerdings etwas ellipsoiden Kern. Durch ihre erhebliche Größe ($10 \times 14\ \mu$) und ihre Gestalt lassen sie sich leicht von den übrigen dort vorkommenden Kernen unterscheiden. Im Innern des Kernes (Fig. 17 *szk*) liegen neben einigen größeren Fetzen Chromatin noch zahlreiche feine Chromatinpartikelchen. Dicht um den Kern herum hebt sich eine ringförmige Zone von Protoplasma deutlich ab, die sich auch in die beiden Ausläufer der Zelle fortsetzt; namentlich läßt sie sich leicht in den distalen Fortsatz, also in der Richtung auf die Hüllzellen verfolgen.

In der ersten Hüllzelle (Fig. 17 *uz*) verschmälert sich der Fortsatz immer mehr, bis man ihn am Grunde des Stiftes überhaupt nicht mehr im einzelnen verfolgen kann. Hier legt er sich höchstwahrscheinlich dicht an die Stiftwand an. Von einer Vakuole am Grunde des Stiftes, wie sie Schwabe für die Endschläuche der Orthopteren beschreibt, konnte ich nirgends etwas erkennen; dagegen sieht man im Innern des distalen Sinneszellenfortsatzes stets den sogenannten Achsenstrang (*ax*) verlaufen, der an der Basis des Stiftes in dessen Inneres eindringt und an seinem Kopfe endigt (Fig. 17 *ek*).

Die zweite Zelle des Endschlauches wird nach Adelung und Schwabe Umhüllungszelle genannt, deswegen, weil sie den distalen Fortsatz der Sinneszelle wie eine schützende Hülle umgibt (Fig. 17 *uz*). Sie beginnt gleich hinter dem erweiterten Teile der Sinneszelle (*sz*) —

die Grenze ist meist nicht deutlich zu sehen — und scheint allgemein bis zur Hälfte der Stiftlänge zu reichen. In ihrer proximalen Hälfte liegt ihr kleiner rundlicher Kern (*uzk*). Abgesehen von seiner Größe ($8 \times 5\ \mu$) gleicht er ziemlich dem der Sinneszelle; nur zeigt sein Chromatingerüst vielleicht ein etwas dichteres Gepräge. Die Lage innerhalb der Zelle ist für alle Endschläuche ziemlich konstant. Der Zelleib ist sehr hell und zeigt vielfach eine großblasige Schaumstruktur.

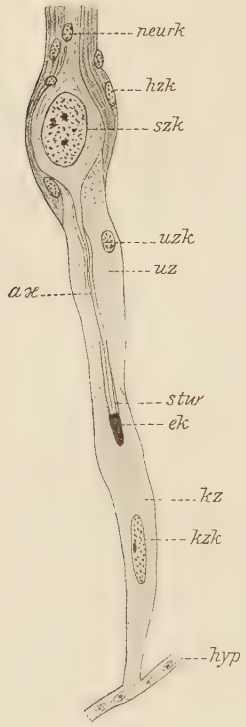


Fig. 17.

Längsschnitt durch einen Endschlauch vom Chordotonalorgan der Subcostalvene. 533 : 1. *ax*, Achsenfaden; *ek*, Endknöpfchen (Stiftkopf); *hyp*, Hypodermis; *hzk*, Hüllzellkern; *kz*, Kappenzelle; *kzk*, Kappenzellkern; *neurk*, Neurilemmkern; *stw*, Stiftwand; *szk*, Sinneszellkern; *uz*, Umhüllungszelle; *uzk*, Umhüllungszellkern.

Die dritte Zelle des Endschlauches ist die sogenannte Deck- oder Kappenzelle. Sie stellt das variabelste Zellgebilde des Skolopophors dar und hat ihren Namen deswegen, weil sie der Stiftspitze kappenförmig aufsitzt. Ihr Kern (Fig. 17 *kzk*) liegt immer distal von dem Stiftkopf (*ek*), meist nicht allzuweit davon entfernt. Er ist von äußerst langer, schmaler, wurstförmiger Gestalt und übertrifft alle übrigen Kerne der Subcostalvene an Länge (16 μ). Am meisten erinnert er noch an die Sarcolemmkerne. In seinem feineren Bau gleicht er sonst ziemlich dem der Umhüllungszelle; nur fällt in seinem Innern ähnlich wie bei den Hypodermiskernen ein kleiner Nucleolus auf.

Das Innere der Kappenzelle erscheint mit einer großen Anzahl feiner fädiger Elemente ausgefüllt, die straff in der Richtung der Längsachse gespannt sind und strangartig beieinander liegen, daher auch die von Graber gewählte Bezeichnung Endfaser oder Endstrang für die Kappenzelle. Wegen dieser eigenartigen Ausbildung des Zellinnern läßt sich auch ziemlich leicht ihre Grenze gegen die Umhüllungszelle feststellen.

Dieser Kappenzelle scheint bei *Dytiscus* allein die wichtige Aufgabe zuzufallen, die Endschläuche an der Hypodermis bzw. dem Integument der Ventralseite der Subcostalvene zu befestigen. Wegen dieser specifischen Aufgabe kann naturgemäß die Länge der Kappenzellen eine recht verschiedene sein, je nachdem der

Stift mehr oder weniger weit von der Hypodermis entfernt ist. Wie wir uns die Verbindung der Kappenzelle mit der Hypodermis bzw. dem Integument zu denken haben, ist aus meinen Präparaten ebensowenig deutlich zu sehen, wie es auch von andern Autoren mitgeteilt ist; mir scheinen die Kappenzellen mit der Hypodermis zu verschmelzen, irgendwelche direkte Anheftung an der inneren Chitinfläche war wenigstens nicht zu erkennen (Fig. 15, 17). Es mag hier erwähnt werden, daß es übrigens in neuester Zeit Schön gelungen ist, bei den Chordotonalorganen von Hymenopteren noch eine vierte Zellart nachzuweisen, die distalwärts auf die Kappenzelle folgt und die Anheftung des Endschlauchs an der Hypodermis besorgt. Bei *Dytiscus* hingegen wird, wie bereits näher ausgeführt, die Anheftung der Endschläuche allein durch die Kappenzellen bewerkstelligt, weitere Zellen sind hier ebensowenig wie bei den Orthopteren nachzuweisen.

Schließlich müssen wir noch kurz auf die für die Chordotonalorgane charakteristischen, stiftförmigen Körperchen (die Stifte) (Fig. 15 *st*, 17 *stw*, *ek*) zu sprechen kommen. Im Stift haben wir bekanntlich das eigentliche Nervenende zu suchen. Wir sahen ja bereits, daß an seinem proximalen Ende der Achsenfaden in denselben eintritt und an seinem distalen Ende, in dem Stiftkopf (*ek*) endet.

So viel ich auf meinen Schnitten sehen konnte, scheinen die Stifte des *Dytiscus* ebenso wie die meisten Stiftkörper der Orthopteren den direkten Zusammenhang mit dem Integument verloren zu haben, während z. B. nach Vogel die Wand des distalen Teiles der Stifte von Lepidopteren in einen feinen Faden, den sogenannten Endstrang, übergeht und schließlich als solcher an das Integument ansetzt.

Die Stifte des *Dytiscus* geben uns im optischen Längsschnitt, ähnlich wie die Stifte der Tympanalorgane der Orthopteren, die Form einer Zuckerzange, deren beide gerade Schenkel fast parallel laufen (Fig. 17). Wir können an ihnen einen Stiftkopf (Stiftspitze), oder auch Endknöpfchen genannt, und Stiftbasis unterscheiden. Das Endknöpfchen (*ek*) zeichnet sich durch besonders starke Lichtbrechung vor den übrigen Stiftteilen aus; es scheint fast ganz massiv zu sein, nur ein schmaler Kanal in seinem Innern nimmt den Achsenstrang auf (*ax*).

Leider war es mir nach meinen Präparaten bisher nicht möglich, mir ein ganz genaues Bild vom feineren Bau der Stiftwand (Fig. 17*stw*) zu machen, so wie uns das Schwabe von den Stiften der Tympanalorgane der Orthopteren gegeben hat. Daß mir das nicht in der gewünschten Weise gelungen ist, liegt eben in der Schwierigkeit der Be-

arbeitung des Objekts, zumal mir Jungkäfer nicht zur Verfügung standen.

Sicher konnte ich auf meinen Schnitten nur konstatieren, daß die Stifte im Querschnitt überall kreisrund sind. Ob aber tatsächlich ihre Innenwand frei von Rippen ist, im Gegensatz zu den Stiften der Orthopteren, möchte ich vorläufig noch nicht bestimmt aussprechen.

Was schließlich die Funktion des Chordotonalorgans anbelangt, so dürfte nach dem heutigen Stand der Kenntnisse noch kein abschließendes Urteil möglich sein. Erst wenn ein einzelnes Tier ganz und gar auf das Vorkommen dieser Organe hin durchuntersucht worden wäre, ließe sich eine einigermaßen sichere Beantwortung dieser Frage finden.

Fast allgemein wurde bisher in der Literatur für Chordotonalorgane Gehörfunktion angenommen. Ich erinnere nur an die Bezeichnung »Hörstifte«. Allein es sind auch schon Bedenken gegen die Gehörtheorie ausgesprochen worden, wenn man sich wohl auch darüber einig ist, daß die hochentwickelten Tympanalorgane der Orthopteren ebenso wie diejenigen Chordotonalorgane andrer Insektenabteilungen, welche mit Trommelfellen in Verbindung stehen, wohl ziemlich sicher diese Funktion ausüben.

Schon 1905 wurden von Radl, und zwar meines Wissens nur in einer vorläufigen Mitteilung, ziemlich erhebliche Zweifel an der vollen Gültigkeit der Graberschen Anschauungen geäußert, die darauf hinausgingen, den Organen allgemeine Schallperzeption zuzusprechen und sie als die eigentlichen Gehörorgane vieler Insekten, bei denen man lange nach solchen gesucht hatte, anzusehen. Zwar haben ihn seine anatomischen und experimentellen Untersuchungen überzeugt, den Chordotonalorganen höchstwahrscheinlich Gehörfunktion zusprechen zu müssen, allein in vollem Umfange kann er das nur für die allerhöchst entwickelten Organe annehmen, während er die niederen Entwicklungsstufen, wie sie vor allem bei vielen Larven sich finden, entweder noch außerdem (d. h. außer Gehörfunktion) oder sogar ausschließlich als Organe des sogenannten »Mantelsinnes« ansehen zu müssen glaubt; solche sind von den Sehnen der Wirbeltiere genau bekannt. Ferner glaubt er eine gewisse Ähnlichkeit der Chordotonalorgane mit den Gliedmaßenmuskeln der Arthropoden gefunden zu haben, da sie ebenso an ihrem distalen Ende in eine Sehne auslaufen. Ja er will auch Übergänge zwischen Muskeln und Chordotonalorganen gefunden haben.

Schließlich faßt er noch kurz seine Resultate dahin zusammen, daß der Gehörsinn der Insekten auf einer viel niederen Entwicklungs-

stufe stehe als bei den Wirbeltieren, ja daß das Gehör der Insekten nur als ein verfeinertes Muskelgefühl anzusehen sei.

Auch Weinland hat zu diesen Organen in seiner Halterenarbeit Stellung genommen und hält sie mehr für statische Apparate, die dem Tier zur Wahrnehmung der Eigenbewegung des Körpers dienen.

Als letzter muß endlich Vogel genannt werden, der ja die gleichen Chordotonalorgane in der Flügelwurzel der Lepidopteren behandelt hat. Im Grunde genommen läßt er auch die Frage nach der Funktion der Organe unbeantwortet, jedenfalls gibt er zu, daß sich mit voller Sicherheit nichts darüber sagen lasse, daß aber, solange nichts andres bekannt werde, die Möglichkeit bestehen bleibe, in ihnen die Gehörorgane der Schmetterlinge zu erblicken, zumal z. B. bei den Satyriden, wo es zur Ausbildung eines Tympanums, großer Tracheenblasen und anderer Hilfseinrichtungen komme, ähnlich wie bei den Tympanalorganen der Orthopteren.

Selbstverständlich bin ich ebensowenig in der Lage, etwas Positives über die Funktion des Chordotonalorgans in der Subcostalvene des *Dytiscus* mitzuteilen; zweifellos kann das Organ wegen des Fehlens irgendwelcher komplizierter Hilfsapparate (Tympanum, Tracheenblase) nur zu den einfach gebauten Organen gerechnet werden. Es hat infolgedessen vielleicht die Annahme mehr für sich, es im Sinne Weinlands und Radls zu deuten als ein statisches Organ und zwar ein auf dem »Prinzip des Zuges beruhendes« (Vogel), das vielleicht den *Dytiscus* über die verschiedenen Stellungen des Flügels bei der Ausübung des Fluges unterrichtet.

In einer andern Arbeit wird sich bei Behandlung von Chordotonalorganen im Pedicellus von *Dytiscus* nochmals Gelegenheit bieten, zu dieser Theorie Stellung zu nehmen.

e. Die proximale Subcostalgruppe (Fig. 18 *sk*).

Was die Lage der proximalen Subcostalgruppe an der Subcostalvene namentlich in bezug auf die beiden andern Sinneskuppelgruppen anbelangt, können wir im wesentlichen auf das in dem Abschnitt über die Verteilung der Sinneskuppeln am Grunde der Subcostalvene Gesagte verweisen. Hervorgehoben mag nur noch mal werden, daß sie (Fig. 2 *psg*) in unmittelbarar Nähe des farblosen Feldes (Fig. 2 *f*) ganz lateral auf der Subcostalvene nach dem vorderen Flügelrand zu liegt.

Wie auf den Querschnitten (Fig. 2, 18) deutlich zu sehen ist, bildet gerade hier die Costalrippe (*CV*) dorsalwärts eine ziemlich bedeutende

Ausstülpung, die sich dicht an die benachbarte Subcostalvene anlehnt und so mit ihr einen tiefen engen Spalt bildet (Fig. 18 *sp*). Hierin liegt das Organfeld so versteckt, daß es einem bei einer oberflächlichen Untersuchung leicht entgehen kann. Es ist daher auch verständlich, daß es Leydig und Graber, die sich beide doch eingehend mit den Sinneskuppeln des *Dytiscus* beschäftigt haben, nicht zu Gesicht gekommen ist.

Wegen dieser versteckten Lage ist man, zumal die Sinnesgruppe sich noch teilweise über den Boden des Spaltes hin erstreckt, nicht in der Lage, wie bei der distalen Subcostalgruppe ein Übersichtsbild von

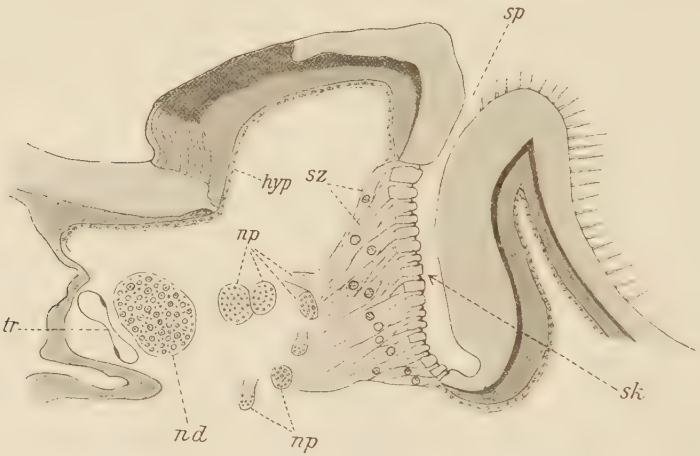


Fig. 18.

Querschnitt durch die Subcostalvene in der Zone der proximalen Subcostalgruppe. 117 : 1. *hyp*, Hypodermis; *nd*, Nerv der distalen Subcostalgruppe; *np*, Nervenäste der proximalen Subcostalgruppe; *sk*, Sinneskuppeln der proximalen Subcostalgruppe; *sp*, Spalt zwischen Subcostalrippe und Costalrippe; *sz*, Sinneszelle; *tr*, Trachee.

ihr zu geben. Man ist vielmehr hier angewiesen, sich aus Serienschnitten eine Vorstellung von ihrer Form zu machen. Die Oberfläche dieser Gruppe ist naturgemäß nicht so gleichmäßig gewölbt wie die der distalen Subcostalgruppe, vielmehr weicht hier namentlich der nach dem Boden des Spaltes zu gelegene Teil ziemlich erheblich von der Hauptrichtung der Ebene ab. Die Gesamtform der Gruppe erinnert an die der distalen Subcostalgruppe, insofern als sie auch von länglicher Gestalt ist und an beiden Enden spitzer zuläuft. Freilich läßt sich bei ihr keine dichtere Zone von einer weniger dicht mit Kuppeln besäten unterscheiden, wie denn überhaupt diese Gruppe im Gegensatz zu der distalen einen viel kompakteren Eindruck macht, so daß die Zahl der Kuppeln, obwohl

die Länge der Gruppen nur die Hälfte der distalen beträgt (420 μ), wohl nicht viel hinter der der distalen Gruppe zurückstehen dürfte. Dazu muß noch bemerkt werden, daß infolge der dichten Aufeinanderfolge und der geringeren Größe der Kuppeln mindestens die doppelte Zahl als bei der distalen Gruppe auf einem Querschnitt zu finden ist (Fig. 18 *sk*), wobei auch noch in Betracht kommt, daß die Querachse der proximalen Gruppe die der distalen etwas an Länge übertrifft.

Wie uns der Querschnitt Fig. 18 zeigt, stimmt der Bau der proximalen Subcostalgruppe fast vollständig mit dem der distalen Sinneskuppelgruppe überein. Auch hier finden wir unter dem eigentlichen Sinnesfeld eine große Anhäufung von Sinneszellen (*sz*), die sich bandförmig unter der ganzen Gruppe hinzieht. Aber auch im feineren Bau der einzelnen Sinneskuppeln (*sk*) und ihrer nervösen Elemente geht die Übereinstimmung mit den Organen der distalen

Fig. 19.

Längsschnitt durch vier Sinneskuppeln der proximalen Subcostalgruppe. (Chitinteile.) 640 : 1.

Gruppe soweit, daß wir ganz auf deren Beschreibung verweisen können und hier nur die Unterschiede hervorheben wollen.

Was zunächst die Kuppeln (Fig. 19) selbst anbelangt, so erreichen sie nicht die Größe der Kuppeln des I. Typus der distalen Gruppe, sie kommen durchschnittlich der Größe des II. Typus gleich. Ihrer Form nach stehen sie zwischen den Kuppeln des I. u. II. Typus, allerdings etwas mehr an den I. Typus erinnernd. Im allgemeinen sind sie auch tiefer in das sie umgebende Körperchitin eingelagert; das gilt natürlich für ihre meist glockenförmig gewölbte Kuppelmembran. Letztere weicht selbst auch insofern von der Kuppelmembran der früher besprochenen Organe ab, als sie aus erheblich dickerem Chitin besteht. Dieser letztere Umstand, sowie die tiefere Versenkung der Kuppeln in das sie umgebende Chitin und die versteckte Lage der Sinnesgruppe lassen wohl auf eine geringere Funktionstüchtigkeit dieser Hautsinnesorgane schließen.

Etwas stärkere Abweichung, freilich von ganz äußerer Natur, zeigen die nervösen Elemente (Fig. 20). Wie schon in einem früheren

Abschnitt erwähnt, spaltet der Hauptnerv der Subcostalvene kurz vor der proximalen Subcostalgruppe mehrere Äste ab, von denen sich zwei (Fig. 18 *np*) durch bedeutendere Stärke auszeichnen. Während sich nun bei der distalen Subcostalgruppe der ganze Nerv, ohne vorherige Spaltung in einzelne Nervenäste, allmählich in die einzelnen Nervenfasern, die zu der Sinneszelle führen, auflöst, spalten sich hier gleich mehrere Nerven ab, und auch diese teilen sich erst noch in feinere Seitenzweige, bevor sie sich in die Nervenfasern auflösen. Irgend welchen Einfluß auf die gesamte Funktion der Gruppe dürfte diese andersartige Auffaserung des Nerven wohl nicht haben, wenngleich es vielleicht nicht ganz selbstverständlich erscheint, warum derselbe Organismus

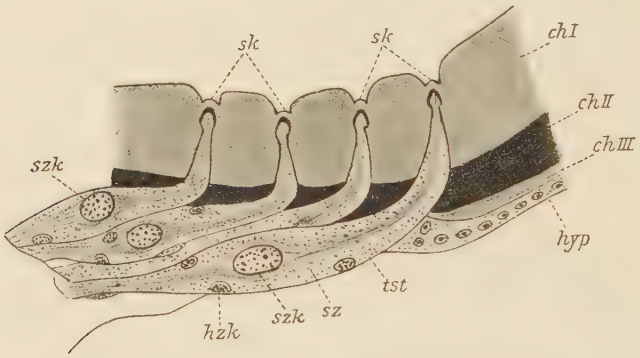


Fig. 20.

Längsschnitt durch vier Sinneskuppeln der proximalen Subcostalgruppe mit nervösen Elementen. 372 : 1. *chI—III*, Chitin I—III; *hzk*, Hüllzellkern; *hyp*, Hypodermis; *sk*, Sinneskuppel; *sz*, Sinneszelle; *szk*, Sinneszellkern; *tst*, Terminalstrang.

bei so gleichartigen Organgruppen bald in dieser, bald in jener Weise verfährt.

Im übrigen steht also auch hier jede Sinneskuppel mit nur einer einzigen Sinneszelle (*sz*) und deren Nebenzellen (*hzk*) in Verbindung (Fig. 20). Im Gegensatz zu den meist kurzen, dicken Sinneszellen der distalen Subcostalgruppe finden sich hier solche von außerordentlich langgestreckter, schlauchförmiger Gestalt (Fig. 18, 20 *sz.*), was ganz den Umständen entspricht. Ein Teil der Sinneszellen namentlich in der Gegend des Bodens des tiefen Spaltes weist in seinem Verlauf eine starke Krümmung der einzelnen Zellleiber auf, wenn ihre Einmündung in den Porenkanal eine solche erfordert (Fig. 20 *sz*).

Es mag nur zum Schlusse noch mitgeteilt werden, daß diese Gruppe sich naturgemäß wegen ihrer Lage inmitten dicker Chitinrippen ebenso wie wegen der geringeren Größe der Kuppeln und deren nervösen

Elementen weniger als die distale Gruppe für die feineren Untersuchungen, z. B. des stiftförmigen Körperchens oder der Hüllzellen (Fig. 20 *hzk*) eignet. Prinzipielle Abweichungen habe ich jedenfalls, wie ja auch zu erwarten war, nicht konstatieren können.

f. Die Costalgruppe.

Fig. 1 kann uns nur die Lage der drei Sinneskuppelgruppen (*psg*, *dsg*, *cg*) zueinander veranschaulichen, ohne uns aber über die eigentliche Lage der auf der Ventralseite des Flügels gelegenen Costalgruppe (*cg*) aufzuklären. Ein Blick auf Fig. 2 nimmt uns dagegen

Fig. 21.

Costalgruppe. 55 : 1. *di*, distal; *pr*, proximal; *psg*, proximale Subcostalgruppe; *cg*, Costalgruppe.

jede Ungewißheit. Wir sehen, daß hier die Subcostalvene (*SV*) ventralwärts noch mit der Costalvene (*CV*) kommuniziert und dabei nach der Flügelmitte zu eine kräftige Ausstülpung bildet. Auf der Ventralseite dieser letzteren, fast genau ventral von der Subcostalvene in der gleichen Zone mit der proximalen Subcostalgruppe, finden wir die Costalgruppe. Fig. 2 läßt gleichzeitig Kuppeln der proximalen Subcostalgruppe in der oberen Partie (*psg*) und eine Kuppel der Costalgruppe in ihrer unteren Partie erkennen (*cg*).

Die freie Lage der Gruppe gestattet uns, im Gegensatz zu der zuletzt besprochenen Gruppe ohne weiteres ein Übersichtsbild von ihr zu geben (Fig. 21 *cg*). Die Gesamtform erinnert an die beiden Sub-

costalgruppen, insofern sie eine längliche Gestalt zeigt. Die Übereinstimmung mit der distalen Subcostalgruppe ist deswegen größer, weil auch hier auf einen breiteren proximalen Teil ein schmälerer distaler folgt. Im übrigen aber ist die Gruppe wegen ihrer geringen Größe und ihrer sehr kleinen Zahl von Poren (etwa 30) den beiden Subcostalgruppen gegenüber von weit untergeordneter Bedeutung. Wie sehr

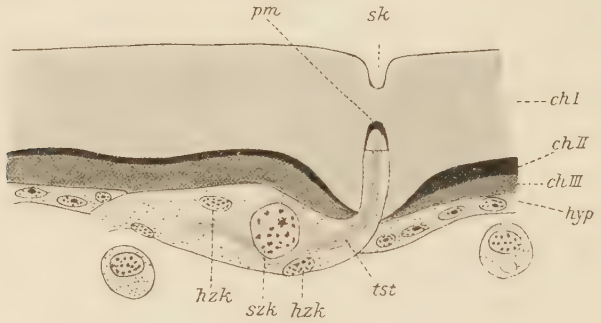


Fig. 22.

Längsschnitt durch eine Sinneskuppel der Costalgruppe. 640 : 1. *chI—III*, Chitin I—III; *hyp*, Hypodermis; *hzk*, Hüllzellkern; *pm*, Polstermasse; *sk*, Sinneskuppel; *szk*, Sinneszellkern; *tst*, Terminalstrang.

die Gruppe in bezug auf ihre Funktionsfähigkeit, abgesehen von ihrer Kleinheit, auch in andrer Hinsicht gegen die beiden großen zurücksteht, mag aus folgendem ersehen werden.

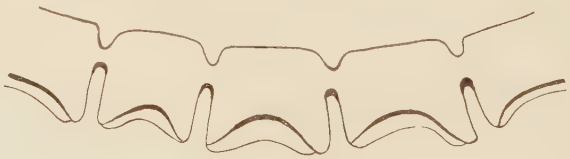


Fig. 23.

Längsschnitt durch vier Sinneskuppeln der Costalgruppe (Chitinteile). 372 : 1.

Wenn schon bei den Kuppeln der proximalen Subcostalgruppe bemerkt werden mußte, die Kuppelmembran sei tiefer in das Körperchitin verlagert und bestehe aus verhältnismäßig dickem Chitin, so gilt das in viel weitgehenderem Maße von den Sinneskuppeln der Costalgruppe (Fig. 22, 23). Die Polstermasse (*pm*) und damit der innere Teil der Kuppelmembran ist hier so tief in das sie umgebende Chitin versenkt, daß die Entfernung von der Polstermasse bis zum Außenrand des Körperchitins fast die Hälfte der Gesamtdicke des Körperchitins beträgt. Die Kuppelmembran selbst zeigt sich so stark

verdickt, daß man kaum mehr an eine Funktionsfähigkeit dieser Organe denken kann. Nur ein kleiner Porus (distaler Porenkanal) in dem äußeren Chitin deutet noch auf die Anwesenheit eines kuppelförmigen Organs (Fig. 22 u. 23).

Die einzelne Kuppel ist ihrem ganzen übrigen Bau nach den Organen der Subcostalgruppen gegenüber bedeutend vereinfacht. Der innere Porenkanal zeigt eine einfache cylindrische Form, ohne irgendwelche Erweiterungen vor der Polstermasse. Nur die Polstermasse zeigt noch in ihrer Kegelform die typische Gestalt der Kuppel, während die Kuppelmembran selbst nichts Derartiges mehr erkennen läßt; ja letztere zeigt sogar distalwärts nicht einmal mehr die charakteristische Vorwölbung nach außen, sondern eine Einbuchtung im entgegengesetzten Sinne, also nach innen (Fig. 22 *sk*).

Während das umgebende Körperchitin bei den Kuppeln der Subcostalgruppen, abgesehen vom Porenkanal, keinerlei Komplikationen aufwies, finden wir hier bei jeder Kuppel eine gewisse Verdickung des Chitins, die als ein kegelstumpfartiges Gebilde nach dem Körperinnern vorragt (Fig. 22, 23).

Nach Hochreuther bilden sich derartige Verstärkungen des Chitins nur an solchen Stellen, deren Stärke nicht zum Halt der Kuppel ausreicht; besonders findet man sie daher bei eben geschlüpften Käfern. Freilich muß bemerkt werden, daß hier die Stärke des Chitins keineswegs hinter der an der Subcostalvene zurücksteht.

Daß wir es hier sicherlich mit rückgebildeten Sinneskuppeln zu tun haben, dafür spricht nicht nur der plumpe Bau der Chitinteile, sondern auch die vielfach starke Reduktion der dazugehörenden nervösen Elemente. Ein so klares Bild von letzteren, wie es uns Fig. 22 gibt, zeigen nur wenige Kuppeln, meist kann man aus den um den inneren Porenkanal gelagerten Zellen kaum mehr die Sinneszelle herausfinden. Solche Bilder wie Fig. 22 sind aber für uns besonders deswegen interessant, weil sie uns zu erkennen geben, daß auch diese Sinneskuppeln den gleichen feineren Bau wie die früher besprochenen Kuppeln zeigen. Am meisten erinnert die Sinneszelle (*szk*) mit ihren Nebenzellen (*hzk*) an die entsprechenden Zellen der proximalen Subcostalgruppe.

Bevor wir zur Besprechung der sonstigen an den häutigen Flügeln befindlichen Hautsinnesorgane übergehen, wollen wir kurz etwas über die Funktion der kuppelförmigen Organe an der Flügelbasis mitteilen.

Kaum geringere Schwierigkeit hinsichtlich ihrer physiologischen

Deutung als die Chordotonalorgane bieten zweifellos die kuppelförmigen Organe (Sinneskuppeln). Freilich ist man sich dessen sicher, daß sie wohl schon ihres Baues und ihrer Lage wegen kaum dem chemischen Sinne dienen dürften, vielmehr läßt sich wohl mit ziemlicher Bestimmtheit annehmen, daß es sich bei ihnen nur um Hautsinnesorgane des mechanischen Sinnes handeln dürfte. In diesem Sinne sprechen sich auch fast alle neueren Autoren aus, die eingehender über kuppelförmige Organe gearbeitet haben. Ich möchte nur als bekannteste unter ihnen Weinland, Vogel und Hochreuther nennen. Wenn Berlese die Beantwortung der Frage nach ihrer Funktion offen läßt und sie als Organe von unbekannter Funktion bezeichnet, so sind wir bis jetzt kaum dazu berechtigt, ihm deswegen irgendwelche Vorwürfe zu machen.

Allein die Deutung der Kuppeln an den Dipterenhalteren, die doch nichts weiter als umgebildete Flügel sind, durch Weinland ist namentlich durch die von ihm zu dem Zweck angestellten Versuche so plausibel, daß man sie wohl ebenso bei den andern Insektenabteilungen, also auch bei *Dytiscus*, in irgendwelche Beziehung zu der Flugbewegung setzen muß, und zwar hat die Annahme viel für sich, sie als Apparate zur Druckwahrnehmung beim Fluge anzusehen. Dabei ist natürlich nicht etwa, wie Freiling meint, an den jeweiligen Luftdruck gedacht, sondern vielmehr an die durch verschieden schnelle Bewegung entstehenden Druckschwankungen, so daß sie also im Grunde genommen als Gleichgewichtsorgane aufzufassen sind.

Genau zu demselben Ergebnis ist auch Vogel bei der Deutung der Sinneskuppeln am Schmetterlingsflügel gelangt.

Ich will hier nicht versuchen, etwa wie das Weinland getan hat, für die einzelnen Gruppen von Sinneskuppeln (die beiden Subcostalgruppen und die Costalgruppe) an der Flügelbasis eine besondere Deutung zu geben; ich möchte nur das eine noch erwähnen, daß die proximale Subcostalgruppe ihrer mir unverständlichen versteckten Lage wegen doch ziemliches Bedenken hinsichtlich ihrer Deutung in obigem Sinne bieten dürfte.

3. Die sonstigen Sinnesorgane der häutigen Flügel.

Während die Elytren von *Dytiscus*, wie wir das später sehen werden, geradezu mit Sinnesorganen übersät sind, finden sich solche, abgesehen von den bereits besprochenen größeren Gruppen kuppelförmiger Organe an der Basis der Subcostalvene, verhältnismäßig dürftig über den übrigen Flügel verteilt (vgl. dazu Fig. 24). Nur ein-

zelne wenige Stellen sind noch etwas reichlicher damit bedacht. Dabei handelt es sich hauptsächlich um folgende Arten: 1) Sinneshaare,

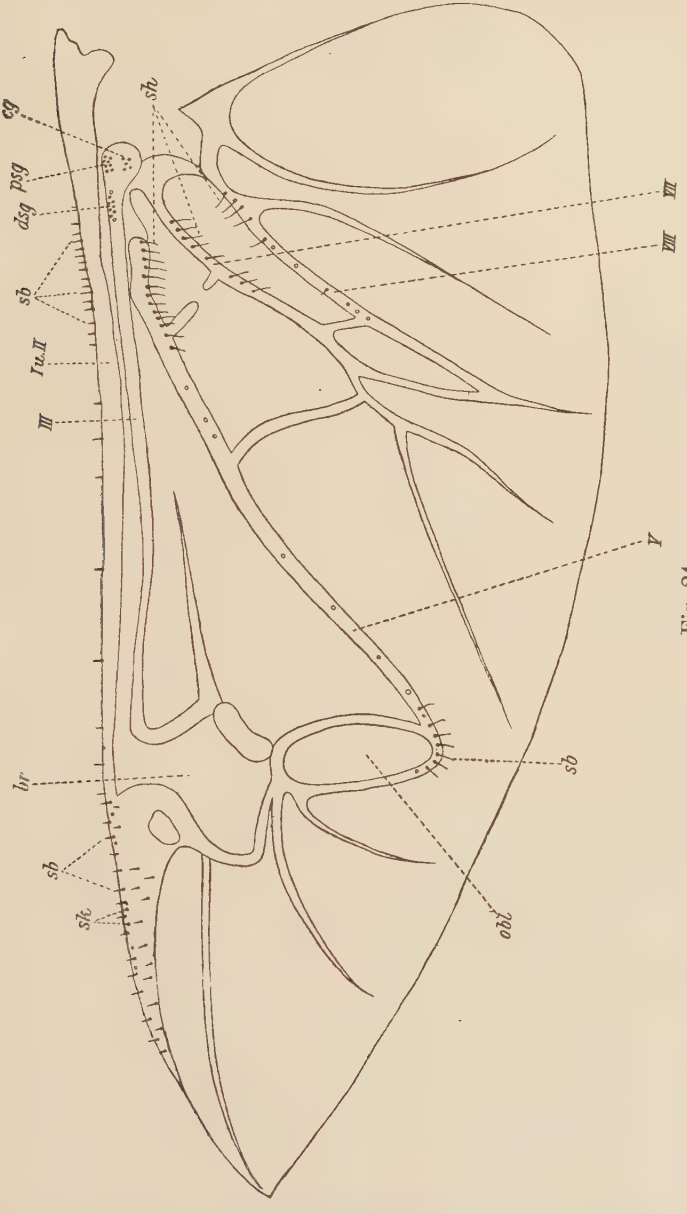


Fig. 24.

Linker (Hinter-)Flügel; Dorsalseite (Verteilung der Sinnesorgane). *I* u. *II*, Vorderrandader + Costalader; *III*, Vena subcostalis (nach Euscher: Vena radialis); *V*, Vena mediana; *VII*, Vena cubitalis anterior; *VIII*, Ader im Gebiet der Vena cubitalis; *br*, Areola radialis; *obl*, Areola oblonga; *cg*, Costalgruppe; *dsg*, distale Subcostalgruppe; *psg*, proximale Subcostalgruppe; *sb*, Sinnesborste; *sh*, Sinneshaar; *sk*, Sinneskuppel; *o*, bedeutet Sinneskuppel.

2) Sinnesborsten (Randadersinneshärchen) und 3) vereinzelte Sinneskuppeln.

Abgesehen von den Kuppeln der Costalgruppe und einiger etwas über den Rand der Vorderrandader auf ihre Ventralseite herabgehender Sinnesborsten scheint mir die Flügelunterseite vollständig frei von Sinnesorganen zu sein.

Die meisten gut innervierten Hautsinnesorgane findet man am Vorderrande des Flügels und zwar größtenteils auf dem äußeren Rand der sogenannten Vorderrandader (Fig. 24 *I* u. *II*). Hauptsächlich handelt es sich hierbei um feine haarartige Gebilde, die man genau genommen ihrer Starrheit, ihrer scharfen Spitze und schwachen Färbung wegen als Sinnesborsten bezeichnen muß (Fig. 25). Sie stehen in zwei Regionen etwas dichter beisammen, aber auch auf dem dazwischen liegenden Stück der Vorderrandader (Fig. 24 *sb*) fehlen sie nirgends ganz, hier und da taucht vielmehr immer mal wieder eine Borste auf. Die eine Gruppe findet sich ziemlich in der Nähe der distalen Subcostalgruppe und zwar teilweise am äußeren Rand der Vorderrandader, teilweise auf ihrer Ventralseite. Die Zahl der Sinnesborsten beträgt etwa 70 (Fig. 24 *sb*). Die zweite Anhäufung von Sinnesborsten liegt in der Nachbarschaft der Areola radialis (Fig. 24 *br*). Hier kann man sogar am Totalpräparat sehr deutlich die vom Hauptnerven zu den einzelnen Organen verlaufenden Nervenfasern verfolgen. Unter den Sinnesborsten (*sb*) fallen uns hier stets auch einzelne Sinneskuppeln (*sk*) wie auch massive Sinneszapfen auf. Diese letzteren (Fig. 26) zeigen in ihrem feineren Bau weitgehende Übereinstimmung mit den Sinnesborsten (Fig. 25); ich will nur erwähnen, daß hier ähnlich, wie Hochreuther dies für die Borsten an der Gaumenplatte und der Nackenhaut beschreibt, der distale Teil des Porenkanals von härterem und dunkler gefärbtem Chitin gebildet wird, um der Kuppelmembran und damit dem Borsten- bzw. Zapfenansatz die nötige Festigkeit zu geben.

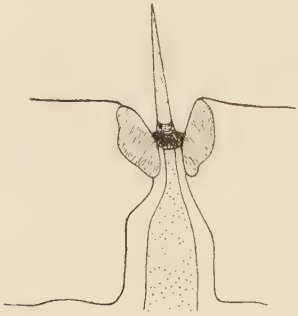


Fig. 25.
Längsschnitt durch Sinnesborste von der Vorderrandader in der Nähe der Areola radialis. 640 : 1.

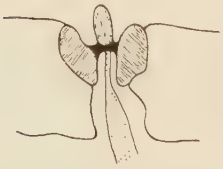


Fig. 26.
Längsschnitt durch massiven Zapfen wie Fig. 25. 640 : 1.

Weitere Sinnesorgane erblickt man vor allem noch auf der Vena mediana (Fig. 24 *V*) und zwar zeigen sich neben typischen Sinnes-

haaren (*sh*) auch einzelne Sinneskuppeln (*sk*). Eine etwas stärkere Anhäufung von Sinneshaaren (*sh*) befindet sich sowohl an ihrem proximalen als auch distalen Ende (in unmittelbarer Nähe der Areola oblonga [Fig. 24 *obl*]). Aber auch auf dem langen dazwischen liegenden Stück dieser Rippe kommt immer von Zeit zu Zeit mal wieder eine Sinneskuppel (*sk*) oder auch ein Sinneshaar.

Im übrigen sind nur noch zwei Vorkommnisse von Sinnesorganen auf andern Venen zu nennen; beide sind aber jedenfalls von untergeordneter Bedeutung. Das erste bezieht sich auf die Vena cubitalis (Fig. 24 *VII*), und zwar handelt es sich hier um Sinneshaare (*sh*), das zweite auf die im Gebiete der Vena cubitalis liegende Ader VIII, die neben Sinneshaaren auch einzelne wenige Kuppeln trägt.

So finden sich also wohl auf dem häutigen Flügel, abgesehen von den bereits genau besprochenen Sinnesorganen an der Basis des Flügels, nur Organe des mechanischen Sinnes. Sinnesborsten und Sinneshaare sind wohl als Tastorgane aufzufassen, mögen sie dem Tiere nun dazu dienen, etwa den Anprall der Luft beim Fluge zu verspüren, oder bei der Ruhelage der Flügel unter den Elytren, wobei zweifellos ein großer Teil der Organe mit diesen in Berührung kommt, ihre Tätigkeit erfüllen oder gar bei der Faltung der Flügel, und das gilt vor allem für die besonders in der Gegend der Areola radialis gut entwickelten Sinnesborsten, in Funktion treten.

4. Die Hautsinnesorgane der Elytren.

a. Die Sinnesorgane der Elytrenbasis.

An der Basis verschmälern sich die Elytren des *Dytiscus* bedeutend und laufen schließlich in einen abgestutzten Fortsatz aus. In der Nähe seines Vorderrandes zeigt dieser eine bedeutende Chitinerhebung, an der noch ein kleinerer hakenförmig gekrümmter Fortsatz auffällt (Fig. 27 *fo*); eine weitere allerdings viel geringere Erhebung, die mit der ersteren durch ein dünnes Chitinstück verbunden ist, finden wir etwas weiter medialwärts. Der Querschnitt Fig. 28 klärt uns über die innere Natur dieses basalen abgestutzten Endabschnittes der Elytre auf: Während die erste Erhebung aus zwei fest miteinander verbundenen, nur durch eine dicke Chitinscheidewand voneinander getrennten Venen (Costal- [*CV*] und Subcostalvene [*SV*]) besteht, wird die andre zusammen mit dem beide verbindenden Chitinstück von einer zwar etwas breiteren, aber bei weitem flacheren Rippe gebildet (V_3). In den beiden ersten Venen finden wir je einen Nerv (*n*)

und eine Trachee (*tr*), in der dritten Vene (V_3) dagegen drei Nerven (*n*) und ebensoviele Tracheen (*tr*).

Auf der Dorsalseite der vorderen Erhebung (Costal- + Subcostalader) lassen sich zwei mehr oder weniger scharf umgrenzte Sinnes-

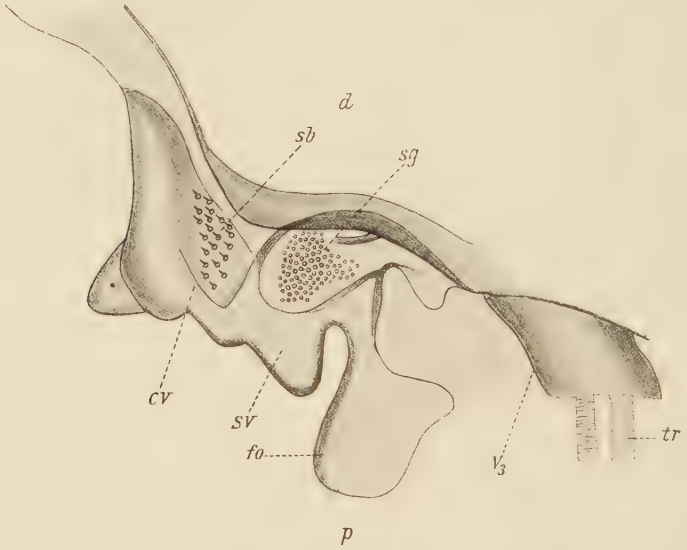


Fig. 27.

Basis der rechten Elytre mit Subcostalgruppe (*sg*) und der Gruppe der Sinnesborsten (*sb*). 55 : 1. *CV*. Costalrippe; *SV*, Subcostalrippe; V_3, Rippe 3; *d*, distal; *fo*, hakenförmiger Fortsatz; *p*, proximal; *sg*, Subcostalgruppe; *sb*, Sinnesborsten; *tr*, Trachee.

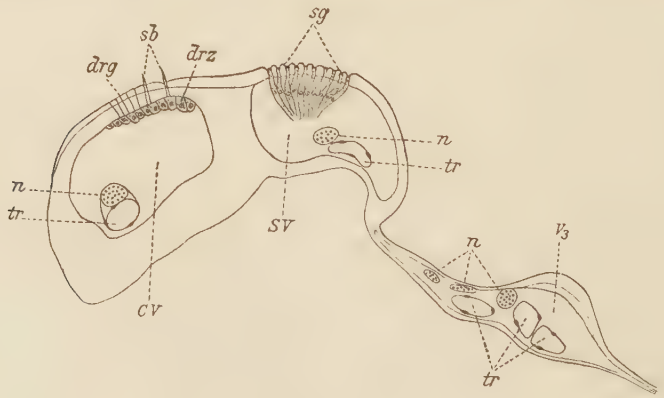


Fig. 28.

Querschnitt durch die Basis der rechten Elytre in der Zone der Subcostalgruppe. 34 : 1. *CV*, Costalrippe; *SV*, Subcostalrippe; V_3, Rippe 3; *drg*, Drüsenausführungsgang; *drz*, Drüsenzelle; *n*, Nerv; *sb*, Sinnesborsten; *sg*, Subcostalgruppe; *tr*, Trachee.

felder erkennen, die so nebeneinander angeordnet sind, daß das eine (Fig. 27 u. 28 *sb*) der Costalader, das andre (*sg*) der Subcostalader angehört. Während die Gruppe der Costalader aus Sinnesborsten besteht, treffen wir in der Gruppe der Subcostalader wieder fast nur kuppelförmige Organe (*sg*) an, die ganz den Sinneskuppeln der häutigen Flügel entsprechen. Da wir an der Basis der Subcostalvene der Elytren im Gegensatz zu den häutigen Flügeln nur diese eine Gruppe kuppelförmiger Organe finden, können wir sie kurzweg als Subcostalgruppe (*sg*) bezeichnen.

α. Die Subcostalgruppe der Elytren.

Die Subcostalgruppe liegt so offen da, daß es nicht schwer hält, von ihr ein gutes Übersichtsbild zu bekommen (Fig. 29). Sie zeigt

Fig. 29.
Subcostalgruppe der Elytrenbasis. 175 : 1. *d*, distal; *p*, proximal.

in ihrer Gesamtheit eine rundliche bis schwach dreieckige Gestalt Ihre Oberfläche läßt nur eine geringe Wölbung in der Richtung der Querachse der Subcostalvene erkennen. Die Sinneskuppeln selbst sind ziemlich gleichmäßig über das ganze Sinnesfeld verteilt; höchstens am Rande sind hier und da geringe Abweichungen in der Beziehung zu konstatieren. Die Zahl der Sinneskuppeln beträgt etwa 130. Was die Größenverhältnisse der Kuppeln untereinander anbelangt, so zeigen

sich etwa dieselben Unterschiede wie bei den Organen der distalen Subcostalgruppe der Flügel allerdings mit der Abweichung, daß hier die größeren und kleineren Kuppeln ganz regellos durcheinanderliegen. Schließlich muß noch erwähnt werden, daß namentlich am Rande nach der Costalrippe zu einzelne Sinnesborsten und hier und da auch mal ein typischer hohler Grubenkegel an Stelle einer Kuppel — letzterer wohl nur als Übergangsform — zu beobachten sind (Fig. 31 *hgk*).

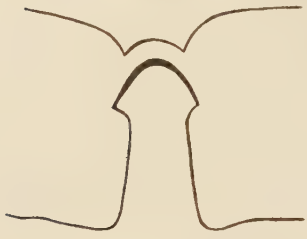


Fig. 30.
Längsschnitt durch Sinneskuppel der Subcostalgruppe (Elytre). 960 : 1.

Der feinere Bau der Kuppeln (Fig. 30—32 *sk*) stimmt mit dem der gleichen Organe von der distalen Subcostalgruppe so weitgehend überein, daß hier von einer eingehenderen Beschreibung derselben abgesehen werden kann. Alle Kuppeln, große wie kleine (Fig. 32 *sk*), zeigen hier den gleichen Bau ihrer chitinösen Elemente. Auffallend ist ihr fast vollständig radial symmetrischer Bau (Fig. 30), so daß sie entschieden die vorteilhaftesten (schematischsten) Bilder von allen

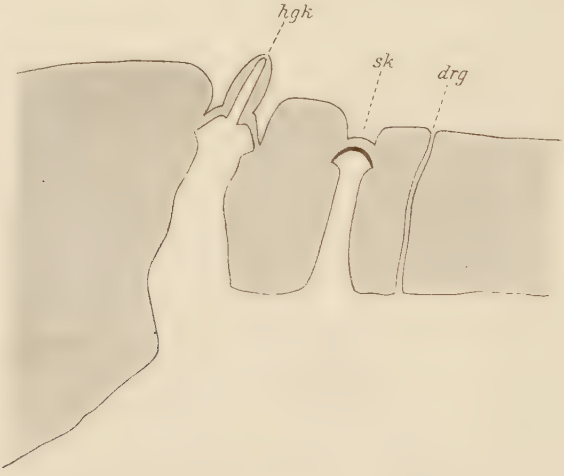


Fig. 31.
Schnitt durch den Rand der Subcostalgruppe der Elytre. 640 : 1. *drg*, Drüsenausführungsgang; *hgk*, hohler Grubenkegel; *sk*, Sinneskuppel.

Kuppeln an den beiden Flügelpaaren des *Dytiscus* geben. Am meisten erinnern sie an den I. Typus der Kuppeln von der distalen Subcostalgruppe. Der Hauptunterschied gegen diese liegt darin, daß

hier die Kuppelmembran, die wieder weitgehend mit dem umgebenden Chitin fest verwachsen ist, plötzlich wie bei Typus II am proximalen Porenkanal aufhört und somit auf ihm wie auf einem Rande fest aufsitzt, während uns dort ein allmählicher Übergang von der Kuppelmembran zur Wand des proximalen Porenkanals auffiel.

Im Anschluß an die Besprechung des Baues der Chitinteile der Sinneskuppeln soll gleich etwas über den Bau der hohlen Grubenkegel mitgeteilt werden (Fig. 31 *hgk*), die sich gelegentlich, wie oben bereits erwähnt, unter den Sinneskuppeln als Übergangsformen vorfinden. Ihr Bau stimmt vollständig mit dem der gleichen Organe überein, die Hochreuther von der Antenne und den Mundgliedmaßen des *Dytiscus* beschrieben hat. Der mehr oder weniger cylindrische Porenkanal erweitert sich ebenso wie bei den Kuppeln an seinem distalen Ende, so daß auf dem hierdurch gebildeten Rande eine kuppelartig gewölbte in ihrer Mitte durchbohrte Chitinmembran Platz findet. Auf ihrem Gipfel erhebt sich der eigentliche hohle Kegel, dessen Spitze mir geschlossen erschien. Da die Kuppelmembran nur wenig tief in das sie umgebende Chitin eingesenkt ist, ragt der eigentliche Kegel etwas über die Oberfläche hervor. Leider war es mir bei der geringen Zahl dieser Organe nicht möglich, etwas über ihre nervösen Elemente zu ermitteln.

Bedeutend glücklicher war ich bei der Untersuchung der Nervenelemente der Sinneskuppeln selbst. Wie schon erwähnt, verläuft sowohl in der Costal- wie Subcostalader ein Nerv und eine Trachee (Fig. 28). Holste hat den Verlauf der Nerven in den Elytren ziemlich eingehend untersucht, und ich stimme im wesentlichen mit seinen Untersuchungen überein. Nur ein Versehen scheint ihm dabei unterlaufen zu sein, da ihm die Subcostalgruppe am Grunde der Elytren noch unbekannt war. Er beschreibt sowohl den Nerven der Costal- wie auch der Subcostalader (vgl. Fig. 28); findet an letzterem auch richtig eine Abzweigung, die nach meinen Befunden zu der Subcostalgruppe verläuft und sich dabei fast vollständig auffasert, nach Holstes Meinung aber, da ihm der eigentliche Zweck dieser Abzweigung vollständig unbekannt blieb, sich mit dem Costalnerven kurz vor dessen Eintritt in die Elytre verbindet.

Die Sinneszellen (Fig. 32 *sz*) sind auch hier wieder zu einem dichten Bündel zusammengedrängt, das sich dorsalwärts allmählich verbreitert. Jede Kuppel steht auch hier wie bei sämtlichen bisher beschriebenen Sinneskuppeln mit einer einzigen Sinneszelle (*sz*) und deren Hüllzellen (*hzk*) in Verbindung. Die Sinneszelle selbst zeigt

meist eine langgestreckte, schlauchförmige Gestalt. Auf den Hals der Zelle, der in den Chitinporus (Porenkanal) eindringt, folgt proximalwärts eine Erweiterung, die den runden bis ovalen Sinneszellkern (*szk*) beherbergt; hier verengt sich die Zelle wieder, um so noch ein beträchtliches Stück weiter proximalwärts bis zum Nerven zu verlaufen. Der Terminalstrang war nur im Porenkanal zu ermitteln, ebenso war es unmöglich, sonstige Zellgrenzen wie der Sinneszelle gegen die Hüllzellen festzustellen. Kerne von letzteren (*hzk*) fanden sich namentlich

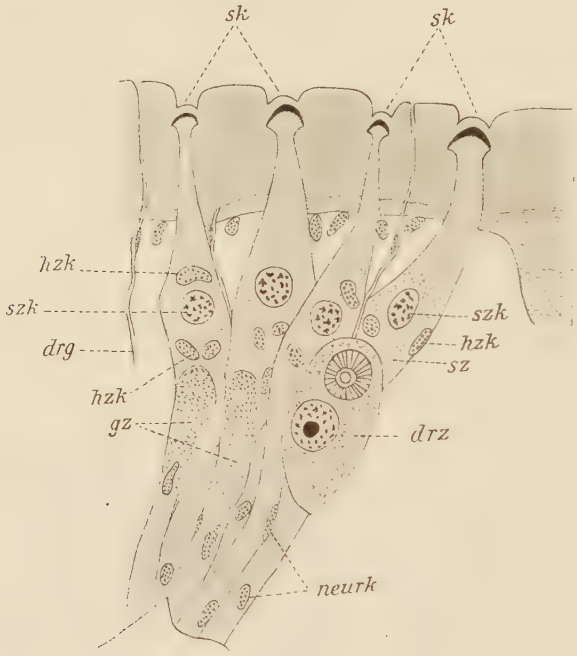


Fig. 32.

Längsschnitt durch vier Sinneskuppeln der Elytrensubcostalgruppe. 400 : 1. *drg*, Drüsenausführungsgang; *drz*, Drüsenzelle; *gz*, grobkörnige Zone; *hzk*, Hüllzellkern; *neurk*, Neurilemmkern; *sk*, Sinneskuppel; *sz*, Sinneszelle; *szk*, Sinneszellkern.

in der Nachbarschaft des Sinneszellkerns sowohl auf seiner distalen als proximalen Seite.

Die Untersuchung dieser Sinneszellengruppe bietet insofern größere Schwierigkeiten, als zwischen die Sinneszellen überall große Drüsenzellen (*drz*) eingelagert sind, deren zahlreiche Ausführungskanäle (*drg*) zwischen den Kuppeln mit feinen Poren im Körperchitin münden. Indessen fallen die Kerne dieser Drüsenzellen überall durch ihren stark gefärbten Nucleolus auf, so daß sie sich leicht von denen der

Sinneszellen mit ihrem ziemlich gleichmäßig verteilten Chromatin unterscheiden lassen. Immerhin ist es mir deswegen zweifelhaft geblieben, ob die in der proximalen Partie der Sinneszellen auf Fig. 32 gezeichnete grobkörnige Zone (*gz*), die sich scharf gegen das feinkörnige Protoplasma um den Sinneszellkern herum abhebt, wirklich als Substanz der Sinneszelle oder aber vielleicht als Teil einer fest an die Sinneszelle gedrückten Drüsenzelle aufzufassen ist.

β. Die Gruppe der Sinnesborsten.

Unmittelbar neben der eben besprochenen Subcostalgruppe nur auf der Dorsalseite der Costalader liegt eine Gruppe farbloser, haarförmiger Sinnesorgane, die wir ihrer Kürze, Starrheit und scharfen Spitze wegen als Sinnesborsten bezeichnen müssen (Fig. 27, 28 *sb*, 33). Da die Gruppe (Fig. 27 *sb*) etwas kleiner und von mehr länglicher und beiderseits zugespitzter Gestalt ist und ferner die einzelnen Borsten ziemlich weit voneinander entfernt sind, beträgt auch die Zahl der Organe nur etwas über 30. Die einzelnen Sinnesborsten variieren ziemlich bedeutend in ihrer Größe untereinander, dabei mag aber bemerkt werden, daß selbst die längsten unter ihnen höchstens eine Länge von 40 μ erreichen. Jede einzelne ist etwas unterhalb der Oberfläche in dem Körperchitin mit einer kuppelförmigen Membran (Fig. 33 *km*) eingelenkt, und zwar sitzt die Borste der Kuppel auf. Indem sich der Porenkanal in seinem distalen Teil dem proximalen gegenüber erweitert, findet die Kuppel eine Befestigung in dem sie umgebenden Chitin.

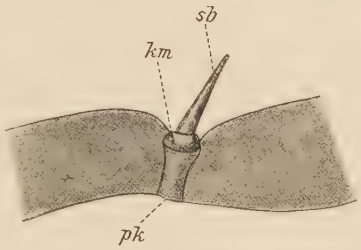


Fig. 33.
Längsschnitt durch Sinnesborste von der Costalvene der Elytre. 640 : 1. *km*, kuppelförmige Membran; *pk*, Porenkanal; *sb*, Sinnesborste.

Alle Borsten sind mit ihrer Spitze etwas nach dem Vorderrand (Fig. 27 *sb*) zu gerichtet, so daß sie also nicht senkrecht auf der Chitinoberfläche stehen, sondern unter einem spitzen Winkel gegen letztere geneigt sind (Fig. 27, 33 *sb*). Ihr Porenkanal erweist sich von außerordentlicher Länge, da das unter dem braunen Körperchitin folgende farblose Chitin hier von kolossaler Dicke ist; diese Schicht ist in der Fig. 33 ganz weggelassen. Im äußersten proximalen Ende des Porenkanals findet man gewöhnlich mehrere rundliche Kerne in einer feinkörnigen Substanz, die weiter proximalwärts in die Hypodermis über-

geht. Ob diese sehr an die Hypodermiszellkerne erinnernden Kerne die Sinneszellkerne dieser Organe oder ob es etwa selbst auch nur Hypodermiszellkerne sind, habe ich nicht entscheiden können. Eine Verbindung dieser Sinnesorgangruppe mit dem in der Costalrippe verlaufenden Nerven war ebensowenig zu konstatieren.

Übrigens wird fast die ganze Dorsalseite der Corstalrippe in der Region der Sinnesborsten und noch darüber hinweg von einer außerordentlich starken Anhäufung von Drüsenzellen (Fig. 28 *drz*) unterlagert; die Ausführungskanäle dieser Zellen münden teils zwischen den Sinnesborsten, teils seitlich davon im Körperchitin. Es liegt daher der Gedanke nahe, die Sinnesborsten möchten vielleicht einen Reiz zu den Drüsenzellen übermitteln. Zweifellos kommt ihnen aber jedenfalls eine rein mechanische Wirkung zu.

b. Die sonstigen Sinnesorgane der Elytren.

Wenn schon bei Besprechung der Sinnesorgane der häutigen Flügel auf das fast vollständige Fehlen der Sinnesorgane auf ihrer Ventralseite hingewiesen werden mußte, so gilt das in noch weitgehenderem Maße von den Elytren. Hier scheint mir die Ventralseite (abgesehen vom äußersten Rande) ganz frei von Hautsinnesorganen zu sein. Trotzdem soll aber der Vollständigkeit halber ein an ihrer distalen Spitze gelegenes Feld von mehreren hundert, nicht innervierter, starrer Chitinborsten wenigstens kurze Erwähnung finden. (Fig. 34 *b*, 35). Diesen Borsten muß wohl, da sie alle nicht mit Nervenenden in Verbindung stehen, eine rein mechanische Aufgabe zufallen. Die Borsten sind gegen die Grundfläche der Elytre, auf der sie sich erheben, mehr oder weniger geneigt, wie Fig. 35 deutlich zeigt; so könnte man wohl denken, daß sie mit dazu beitragen sollen, die Elytren in der Ruhelage auf den häutigen Flügeln festzuhalten; mehr Wahrscheinlichkeit hat aber wohl die Annahme für sich, daß sie eine Rolle beim Einnehmen der Atemluft spielen, indem sie ein Eindringen von Wasser unter die Elytren oder auch ein Benetzen des Elytrenrandes verhindern.

Fig. 34.
Elytre (Ventralseite). *b*, Feld von starren, nicht innervierten Chitinborsten.

Im Gegensatz zur Ventralseite finden wir nun aber die Dorsalseite der Elytren (Fig. 36) mit Sinnesorganen der verschiedensten Art geradezu übersät. Folgende Formen von Hautsinnesorganen sind

auf den Elytren vorhanden: 1) Sinneshaare, 2) Sinnesborsten und 3) Sinneszapfen (keulenförmige Zapfen). Zunächst soll einiges wenige über den Bau dieser Organe mitgeteilt werden; wir können uns um so kürzer fassen, als im großen und ganzen dabei auf die ausführlichen Einzelbeschreibungen gleicher Organe nur an andern Körperteilen des *Dytiscus* von Hochreuther verwiesen werden kann.

Die Sinneshaare der Elytren sind zwar von recht verschiedener Länge und Dicke, im feineren Bau aber, namentlich was ihre Einlenkung in das Körperchitin anbelangt, stimmen sie fast vollständig unter einander überein. Sie sind verhältnismäßig tief in das sie umgebende Chitin eingesenkt. Vor allem kommt die tiefe Einlenkung (Fig. 37, 38) dadurch zustande, daß auch das Körperchitin sich noch in eigenartiger Weise als Ring (Fig. 37, 38 *r*) um das Haar erhöht hat. Die innere Wand dieses Walles (*r*) verengt sich proximalwärts trichterartig und

Fig. 35.

Schnitt durch das Feld starrer Borsten auf der Ventralseite der Elytren. 175 : 1. *b*, Borste.

läßt auf ihrer Oberfläche rippenartige Bildungen (etwa 6) erkennen, die auf dem Längsschnitt durch das Haar (Fig. 37, 38) als feine Zacken zu sehen sind. An dieses trichterförmige Stück des Porenkanals schließt sich proximalwärts eine kugelige Grube an, aus deren Grunde sich das eigentliche Haar erhebt.

Das Haar selbst wird seiner Länge nach von einem feinen Kanal durchzogen (Fig. 38 *ka*, 37); an seinem proximalen Ende läuft es in eine knopfartige Bildung aus, an der die bald mehr bald weniger kräftig entwickelte Kuppelmembran (Fig. 37, 38 *km*) ansitzt, um die Verbindung des Haares mit dem Körperchitin herzustellen.

Die Einlenkung der Haare in einer tiefen Grube und ihre ziemlich freie Verbindung mit dem Körperchitin verleihen den Haaren zweifellos eine ziemlich große Beweglichkeit und erinnern in gewissem Sinne unwillkürlich an die von Dahl beschriebenen Hörhaare an den Beinen der Spinnen.

Typische Sinnesborsten kommen nur in geringer Zahl auf der

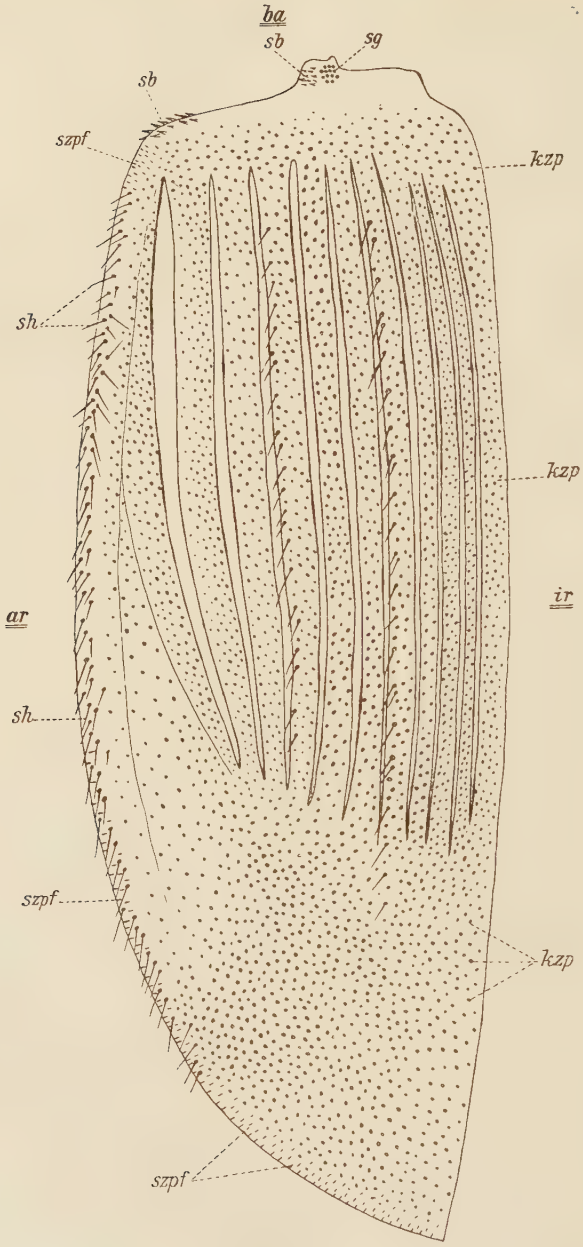


Fig. 36.

Elytre (linke, Dorsalseite) von ♀ Käfer.¶ (Verteilung der Sinnesorgane). *ar*, Außenrand; *ba*, schmale Basis; *ir*, Innenrand; *kzp*, keulenförmige Zapfen; *sb*, Sinnesborste; *sg*, Subcostalgruppe; *sh*, Sinneshaar; *szpf*, massive Sinneszapfen.

Elytre vor. Sie erinnern in jeder Beziehung weitgehend an die gleichen von Hochreuther an der Oberlippe bzw. Tibia von *Dytiscus* beschriebenen Organe (»große Sinnesborsten«). Die großen, kräftigen Borsten (Fig. 40) werden etwas über ihrem proximalen Ende durch eine aus weicherem Chitin bestehende Kuppelmembran (*km*) eingelenkt; gegen die Oberfläche hin sind sie stark geneigt. Alle zeigen in ihrem Innern einen mit einer körnigen Substanz erfüllten Kanal (*ka*).; ob sie aber an ihrer Spitze wie die oben erwähnten Organe an der Tibia bzw. Oberlippe geöffnet sind, konnte ich nicht genau feststellen; ebenso war es mir wegen der hier zu überwindenden, technischen Schwierigkeiten unmöglich, etwas über die nervösen und etwa damit in Verbindung stehenden drüsigen Elemente zu ermitteln.

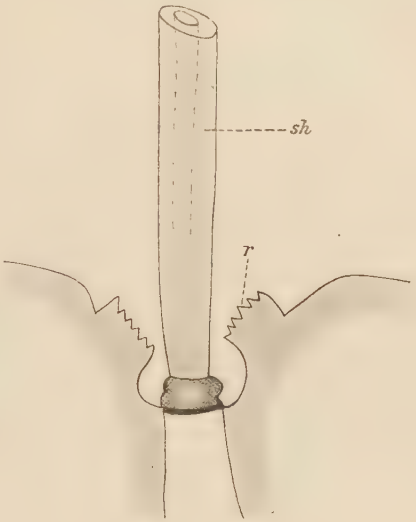


Fig. 37.

Längsschnitt durch Sinneshaar der Elytre (Schnitt etwas schief geführt, so daß Kuppelmembran kaum getroffen; Haar selbst nur in seinem proximalen Teil dargestellt). 576 : 1. *sh*, Sinneshaar; *r*, Ring (Wall).

Bei weitem die meisten Sinnesorgane der Elytren liefert die Gruppe der Sinneszapfen. Von ihnen sind die Elytren ähnlich wie z. B. auch das Pronotum geradezu übersät (Fig. 36 *szpf*, *kzp*). Ihrer äußeren Form nach können wir die hier vorkommenden Zapfen in zwei Abteilungen zerlegen, sogenannte keulenförmige Zapfen (Hochreuther !) und massive Zapfen.

Es war wohl von vornherein zu erwarten, daß die keulenförmigen Zapfen der Elytren vollständig mit den gleichen Gebilden von dem benachbarten Pronotum übereinstimmten. Auch hier zeigen sie ebenso wie dort eine außerordentliche Mannigfaltigkeit in ihrer feineren Ausgestaltung und ihren Größenverhältnissen, wenn sie auch im Prinzipiellen untereinander keine Unterschiede aufweisen. Auch die extremsten Formen sind durch zahllose Übergänge miteinander wie bei den von Hochreuther sehr genau beschriebenen andern Vorkommen verbunden. Erwähnt mag nur noch werden, daß nach dem Außenrande der Elytren zu ein Übergang der keulenförmigen Zapfen zu ziemlich

typischen massiven Zapfen zu konstatieren ist, wie es Fig. 39 (*kzp, szpf*) wiedergeben soll.

Leider war es mir auch hier trotz zahlreicher, guter Schnitte nicht möglich, etwas Sicheres über die Innervierung der Zapfen zu ermitteln. Überall bot sich das gleiche Bild wie auf Fig. 39: der ganze Hohlraum in der Elytre erfüllt von einer körnigen Masse mit zahlreichen, kleinen, sehr dunkel gefärbten Kernen, so daß ich schließlich zu der Ansicht kam, daß vielleicht ebenso, wie das für die Hypodermis bekannt ist, auch die nervösen Elemente mit der Zeit in den Elytren mehr oder

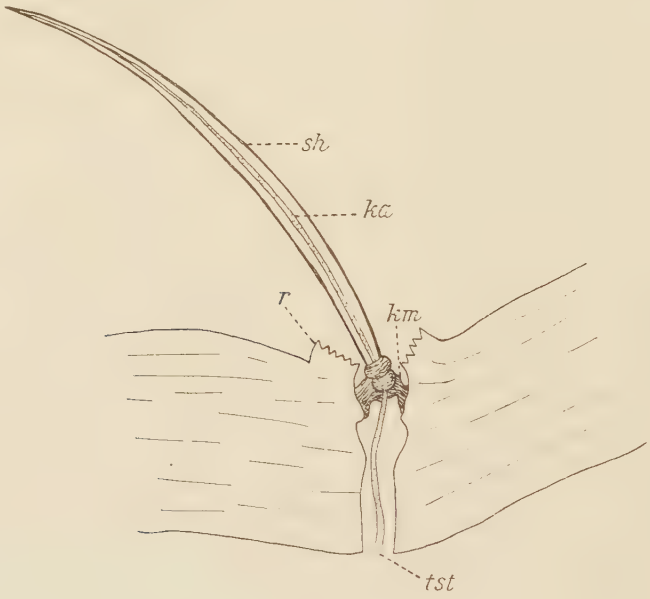


Fig. 38.

Längsschnitt durch Sinneshaar der Elytre. 372 : 1. *ka*, Kanal; *km*, Kuppelmembran; *r*, Ring (Wall); *sh*, Sinneshaar; *tst*, Terminalstrang.

weniger schwinden und damit natürlich die Sinnesorgane zum mindesten etwas an ihrer Funktionsfähigkeit einbüßen.

Ich möchte hier die Gelegenheit dazu benutzen, um zusammenfassend mitzuteilen, daß die kuppelförmigen Organe der Subcostalgruppe die einzigen, auch bei der älteren Imago wirklich gut innervierten Hautsinnesorgane der Elytren sind.

Was nun die Verteilung dieser Sinnesorgane auf der Dorsalseite der Elytren anbelangt, so muß zunächst mal in aller Kürze etwas über den Bau der Elytre (nach Euscher) mitgeteilt werden: Ihrer

ganzen Form nach stellt jede Elytre ein dreiseitiges Gebilde dar (Fig. 36). Die eine Seite wird von dem in der Mediane verlaufenden geraden Innenrand (*ir*) gebildet, die zweite von der schmalen Basis (*ba*) mit dem bereits genauer an andrer Stelle beschriebenen abgestutzten Fortsatz,

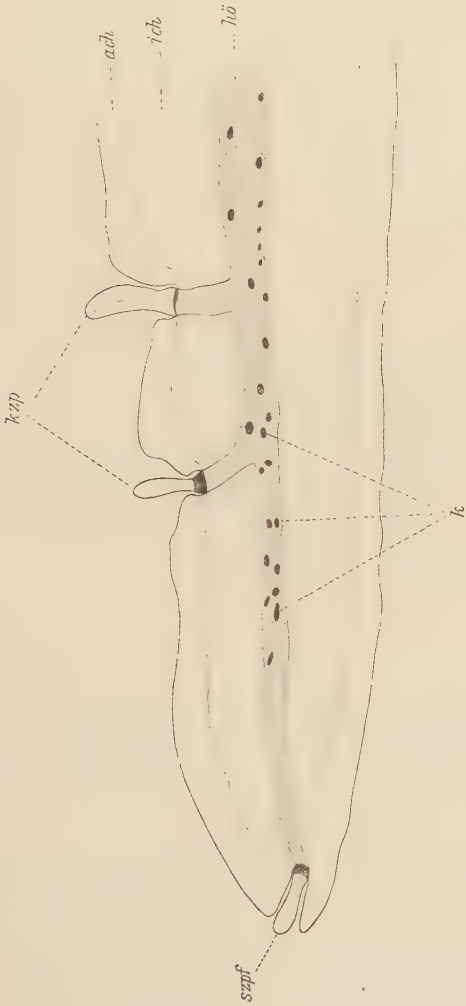


Fig. 39.
Schnitt durch den Außenrand der Elytre, den Übergang der keulenförmigen Zapfen (*kzp*) zu den massiven Zapfen (*szpf*) zeigend. 310 : 1. *ach*, äußeres Körperchitin; *ich*, inneres Körperchitin. *k*, Kerne; *kzp*, keulenförmiger Zapfen; *szpf*, massiver Sinneszapfen; *hö*, innerer Hohlraum der Elytre.

die dritte endlich von dem nach außen convex gekrümmten Außenrand (*ar*), der zuletzt mit dem geraden Innenrand an der Elytrenspitze zusammenstößt. Die Oberfläche der Elytren ist ziemlich gleichmäßig nach außen vorgewölbt; im männlichen Geschlecht ist sie fast glatt, im weiblichen dagegen zeigt sie häufig, wenigstens in einzelnen Gegen-

den, die bekannte Rippenbildung. Bei letzteren kann man danach einen mit den neun Rippen bedeckten, größeren Teil von dem sich daran anschließenden, aber mehr nach der Spitze zu gelegenen, kleineren, rippenfreien unterscheiden. Schließlich mag nur noch bemerkt werden, daß längs des Basalteils und Außenrandes der Elytren eine schmale, nach unten umgebogene Chitinleiste, die sogenannte Epipleure, hinzieht.

Den gröberen sowie feineren Bau der Rippen selbst sollen die Fig. 41—44 veranschaulichen: Die Rippen sind bekanntlich dadurch entstanden, daß hier die beiden Chitinlamellen, welche die Elytre zusammensetzen, weit auseinander getreten sind, während sie an den

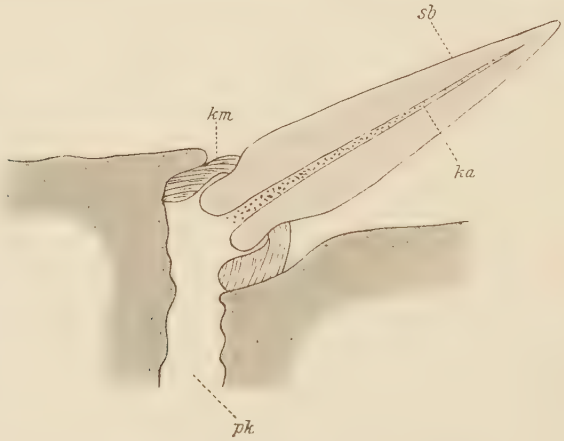


Fig. 40.

Längsschnitt durch große Sinnesborste von der Basis der Elytre (Chitinteile). 370 : 1. *ka*, Kanal; *km*, Kuppelmembran; *pk*, Porenkanal; *sb*, Sinnesborste.

dazwischenliegenden Furchen mehr oder weniger fest miteinander verwachsen sind.

Alle Rippen zeigen sich in ihrem proximalen Teile dorsal ziemlich stark abgeplattet (Fig. 41), je weiter wir sie aber distalwärts verfolgen, um so mehr runden sie sich ab und verflachen sich dabei gleichzeitig (Fig. 42, 43), bis sie schließlich im letzten Drittel der Elytre als solche vollständig schwinden (Fig. 36).

Die beiden erwähnten Chitinlamellen weichen in ihrer Zusammensetzung ziemlich stark voneinander ab. Die dorsale zeigt fast die doppelte Dicke als die ventrale (Fig. 44). Ähnliches spricht sich naturgemäß im feineren Bau der beiden aus, insofern als sich der größeren Dicke wegen am Aufbau der dorsalen Schicht mehr Chitinlagen (Fig. 44: sechs Lagen) beteiligen als an dem der ventralen (Fig. 44:

vier Lagen). Dorsalwärts wird die Elytre von einer sehr dunkel gefärbten Chitinlamelle (Fig. 44 *dchl*) begrenzt, die der Oberfläche der Elytre die bekannte, dunkle Färbung verleiht. Den ventralen Abschluß der Elytre bildet hingegen eine vollständig farblose Chitinlage (Fig. 44 *fl*), die nach außen zu zahllose, winzige Zähnchen erkennen läßt.

Der innere, teilweise mit Geweben ausgefüllte Hohlraum der Rippe hat zunächst (proximal) eine mehr viereckige (Fig. 41), später

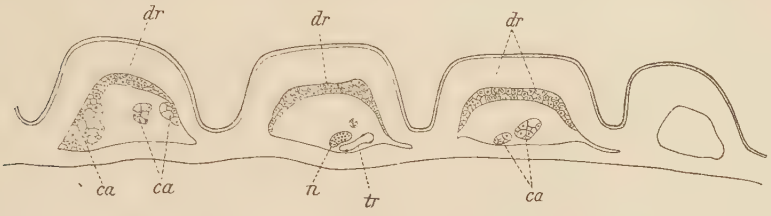


Fig. 41.

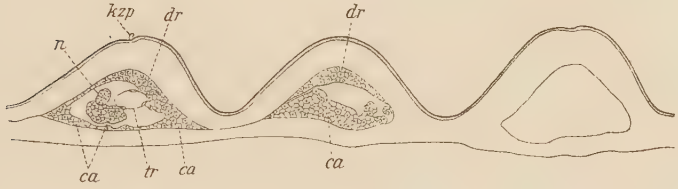


Fig. 42.

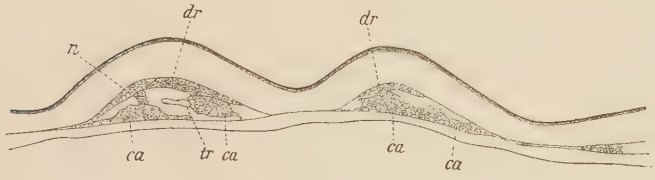


Fig. 43.

Fig. 41—43. Querschnittbilder durch den gerippten Teil der Elytre in proximal-distaler Reihenfolge. 41 : 1. *ca*, Corpus adiposum (Fettgewebe); *dr*, Drüsengewebe; *n*, Nerv; *tr*, Trachee.

dreieckige Gestalt (Fig. 42—44). Diesen Raum finden wir natürlich wie bei den häutigen Flügeln mehr oder weniger von Fettgewebe (Corpus adiposum) (Fig. 41—44 *ca*), Drüsengewebe (*dr*) und Blutflüssigkeit, teilweise auch von Nerven (*n*) und Tracheen (*tr*) erfüllt.

Von der in den häutigen Flügeln überall gut entwickelten Hypodermis sind in der eigentlichen Elytre nur noch Reste zu erkennen. Um so bessere Ausbildung zeigt in ihr das Drüsen- und Fettgewebe (Fig. 41—44 *dr*, *ca*). Wie aus den Fig. 41—44 zu ersehen ist, ziehen

sich diese beiden Gewebearten durch die ganze Elytre, ohne eigentlich eine Stelle besonders zu bevorzugen; natürlich sind sie in den Rippen selbst dem größeren Raume entsprechend am stärksten ent-

Fig. 44.

Querschnitt durch eine Rippe der Elytre (aus Querschnitt Fig. 42). 175 : 1. *ca*, Fettgewebe; *cak*, Fettzellkern; *chha*, Binnenhlase; *dr*, Drüsengewebe; *drg*, Drüsenausführungsgang; *drzk*, Drüsenzellkern; *dchl*, dunkel gefärbte Chitinlamelle; *fl*, farblose Lamelle.

wickelt. Sie kommen meist zusammen vor, sind aber dabei doch fast immer ziemlich scharf voneinander getrennt, insofern als das Drüsengewebe immer die Dorsalseite der Rippenhöhle (Fig. 41—44 *dr*), das Fettgewebe dagegen die Ventralseite einnimmt (Fig. 41

bis 44 *ca*). Während die beiden Gewebe, namentlich das Fettgewebe, im proximalen Teile der Rippen in ziemlich bescheidenem Maße auftreten (Fig. 41, *dr*, *ca*), nehmen sie im distalen Teil fast den ganzen Raum der Rippe ein (Fig. 42—44 *dr*, *ca*).

Hinsichtlich des feineren Baues dieser beiden Gewebearten ist nichts wesentlich Neues, im Vergleich zu den entsprechenden Geweben in den häutigen Flügeln, hinzuzufügen. Das Drüsengewebe ist auch hier an den Binnenblasen (Fig. 44 *chka*) immer leicht zu erkennen; Zellgrenzen konnten im allgemeinen nicht konstatiert werden. Seiner dorsalen Lage entsprechend wenden sich alle Drüsenausführungsgänge (Fig. 44 *drg*) nach der Dorsalseite, durchsetzen hier die außerordentlich dicke Chitinschicht und münden an der Oberfläche mit feinen Poren, so daß die oberste, stark dunkelgefärbte Chitinlamelle (Fig. 44 *dchl*) von unzähligen Poren durchsetzt erscheint (in Fig. 44 sind nur einige wenige Ausführungsgänge eingezeichnet).

Die ganze Dorsalseite der Elytren ist ebenso wie überhaupt die sämtlichen dorsalen Partien von *Dytiscus* (Cranium und Pronotum) dicht mit keulenförmigen Zapfen (Fig. 36 *kzp*) besetzt; nur einige kleinere Stellen der Elytre, wie z. B. vor allem der äußerste basale Abschnitt bildet eine Ausnahme in der Beziehung. Bei den ♂♂ und ungerippten ♀♀ finden sie sich ziemlich gleichmäßig über die ganze Oberfläche hin verteilt, nur nach den Rändern zu kann man ziemlich allgemein eine Abnahme in Bezug auf Dichte und teilweise auch auf Ausbildung konstatieren. Etwas anders liegen die Verhältnisse bei den gerippten ♀♀: die nicht gerippte Partie dürfte allerdings in Bezug auf Anordnung auch keine wesentlichen Unterschiede gegenüber den ♂♂ und ungerippten ♀♀ aufweisen, der gerippte Teil indessen zeigt insofern eine Abweichung, als hier nur die Dorsalseite der Rippen selbst mit keulenförmigen Zapfen besetzt ist, die zwischen den neun Rippen verlaufenden Furchen dagegen weder keulenförmige Zapfen noch überhaupt Sinnesorgane zeigen (Fig. 36).

Aber die genauere Untersuchung und der Vergleich keulenförmiger Organe von gerippten und ungerippten Formen zeitigte noch weitere interessante Befunde. So wie schon von Hochreuther bei den keulenförmigen Zapfen des Pronotums auf einen deutlichen Geschlechtsdimorphismus in bezug auf Anordnung und Ausbildung dieser Organe hingewiesen werden konnte, so zeigen sich auch auf den Elytren ähnliche Verhältnisse, wie ja auch schon verschiedentlich in der Literatur hervorgehoben worden ist. Bei den gerippten ♀♀ stehen die Zapfen viel dichter als an der entsprechenden Stelle der ♂♂ (Fig. 45, 1 u. 2).

Die Übereinstimmung geht aber noch weiter, insofern als auch hier die Zapfen der ♀♀ von einem größeren hellen Hof umgeben werden und auch sie selbst durch bedeutendere Größe jenen gegenüber auffallen (Fig. 45 1 u. 2 bei gleicher Vergrößerung entworfen).

Schon an einer andern Stelle wurde darauf hingewiesen und durch eine Abbildung (Fig. 39) erläutert, daß die keulenförmigen Zapfen (*kzp*) nach dem Außenrande zu allmählich in massive Zapfen übergingen (*szpf*). Ganz besonders ist dies im letzten distalen Drittel des Außenrandes (Fig. 36 *ar*) der Fall (Fig. 36 *szpf*). So ist also der Außenrand zum größeren Teil und zwar teilweise äußerst dicht mit solchen massiven Zapfen besetzt; aber auch der basale Abschnitt der Elytren

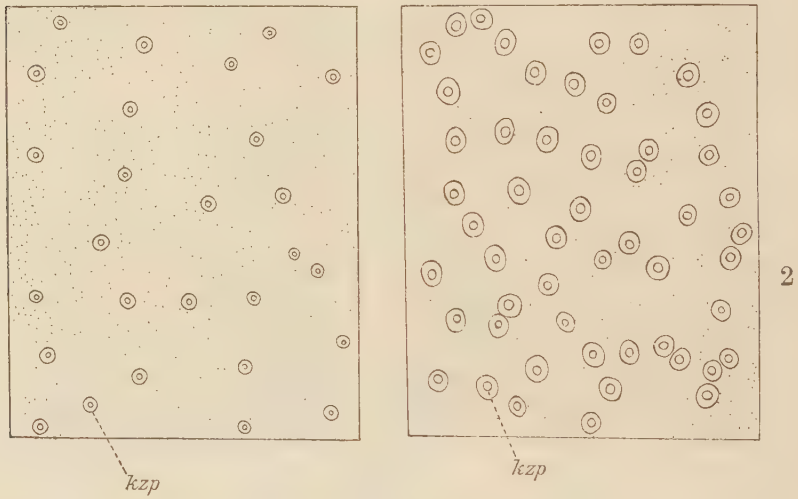


Fig. 45.

1) Partie von der ♂ Elytre (distale Hälfte). 2) Entsprechende Partie von der ♀ Elytre. 55 : 1.
kzp, keulenförmige Zapfen.

weist noch eine Gruppe solcher Organe auf und zwar gerade da, wo der Außenrand (*ar*) mit der schmalen Basis (Fig. 36 *ba*) zusammenstößt (Fig. 36 *szpf*).

Auch die zahlreichen Sinneshaare (*sh*) der Elytren sind keineswegs regellos über die Oberfläche hin verteilt; es scheint mir vielmehr, ihr Vorkommen an den Verlauf der Hauptnerven in der Elytre gebunden zu sein, wie das aus dem Vergleich meiner Befunde mit denen von Holste hervorgeht. Nach diesem letzteren Autor durchziehen fünf Nerven jede Elytre ihrer Länge nach. Die gerippte ♀ Form zeigt sich naturgemäß für diese Verhältnisse am geeignetsten. Von diesen fünf Nerven

verlaufen zwei ziemlich im Außenrand (*ar*) und einer im Innenrand (*ir*). Die beiden noch übrig bleibenden Nerven verteilen sich so auf die neun Rippen, daß einer von ihnen die Rippe 3 und der andre die Rippe 6 (vom Außenrand aus gerechnet, diesen selbst aber nicht als Rippe mitgezählt) durchzieht. Der Innenrand (Fig. 36 *ir*) ist nun zwar frei von Sinneshaaren, indessen finden wir sie auf Rippe 6 und 3 und ganz besonders auf dem langen Außenrand in großer Anzahl, also dort, wo auch die Hauptnerven verlaufen (Fig. 36 *sh*). Bei den ♂♂ und rippenlosen Weibchen sitzen sie auf den entsprechenden Stellen.

Nun bleibt uns nur noch die von den bereits erwähnten großen Sinnesborsten (Fig. 40 *sb*) gebildete Gruppe zur Besprechung übrig. Sie ist nur klein, da sich nur etwa 20 Borsten an ihrem Aufbau beteiligen. Sie liegt etwa an der Stelle, wo die schmale Basis mit dem Außenrand zusammenstößt (Fig. 36 *sb*) neben der bereits besprochenen Gruppe massiver Sinneszapfen (Fig. 36 *szpf*). Die Borsten sind sämtlich stark gegen die Oberfläche

Übersichtstabelle über die Verteilung der Sinnesorgane an den Flügeln von *Dytiscus*.

		Sinneshaare	Sinnesborsten	Sinneszapfen	Hohle Grubenkegel	Kuppelförmige Organe
Alae	Ventralseite	—	einige Vorderrandsader	—	—	etwa 30 Costalgruppe
	Dorsalseite	zahlreich Ader V, VII, VIII	zahlreich Vorderrandsader	—	—	zahlreich 1. proximale } Subcostalgruppe 2. distale } Ader V, VIII, I
Elytren	Ventralseite	—	—	—	—	—
	Dorsalseite	zahlreich Außenrand Rippe 3 u. 6	einige (40 + 20) 2 Gruppen am basalen Abschnitt	sehr zahlreich ganze Dorsalseite	wenig Rand der Costalgruppe	zahlreich (130—150) Costalgruppe

und zwar nach dem Außenrande zu geneigt und so an der Grenzlinie nach der Epipleure zu angeheftet, daß sie zweifellos in der Ruhelage an den Hinterrand des Pronotums anstoßen und dabei oder vielleicht irgendwie bei der Elytrenbewegung eine Rolle spielen.

So sind also die Elytren nur mit Organen des mechanischen Sinnes ausgestattet. Die keulenförmigen und massiven Zapfen, die Sinneshaare und Borsten werden wohl höchst wahrscheinlich dem Tastsinn dienen. Der Geschlechtsdimorphismus legt uns jedenfalls für die keulenförmigen Zapfen, wie schon Hochreuther bei den Zapfen des Pronotums betont, den Gedanken nahe, daß diese Organe, vielleicht auch die massiven Zapfen eine wichtige Rolle bei der Begattung spielen. Bekanntlich sitzt dabei das ♂ auf dem Rücken des ♀, und zwar umgreifen nach Blunck »die weit nach hinten ausgestreckten Mittelbeine mit ihren Krallen den Seitenrand der Elytren (hier zahlreiche massive Zapfen), die Tarsen aber liegen den Flügeldecken selbst auf in ihrem furchenfreien Abschnitt« (hier zahllose keulenförmige Zapfen) (vgl. Fig. 36).

Die der Arbeit beigegebene, nebenanstehende Tabelle ist vielleicht manchem insofern erwünscht, als sie noch mal in aller Kürze und Deutlichkeit ein Bild von der Verteilung sämtlicher an den beiden Flügelpaaren von *Dytiscus marginalis* vorkommender Hautsinnesorgane gibt.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Prof. Dr. Korschelt, auf dessen Veranlassung ich die Untersuchungen vornahm, für das stete, gütige Interesse meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Posen, Oktober 1913.

Literaturverzeichnis.

N. von Adelung, Beiträge zur Kenntnis des tibialen Gehörapparates der Lokustiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIV. 1892.

W. Alt, Über das Respirationssystem von Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. XCIX. 1912.

A. Berlese, Gli insetti; Volume primo. Mailand 1909.

H. Blunck, Die Schreckdrüsen des Dytiscus und ihr Secret. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. C. 1912.

— Das Geschlechtsleben des Dytiscus marginalis L. Die Begattung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CII. 1912.

A. Bolles Lee, Bemerkungen über den feineren Bau der Chordotonalorgane. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII. S. 133.

Dahl, Das Gehör u. Geruchsorgan d. Spinnen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIV. 1885.

H. Euscher, Das Chitinskelett von Dytiscus marginalis. Diss. Marburg 1910.

Hans Heinrich Freiling, Duftorgane der ♀ Schmetterlinge nebst Beiträgen zur Kenntnis der Sinnesorgane auf dem Schmetterlingsflügel und der Duftpinsel der ♂. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCII. 1909.

V. Graber, Die tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. Denkschriften der Kgl. Akademie der Wissenschaften. Wien 1875.

— Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör der Insekten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XX u. XXI.

K. Guenther, Über Nervenendigungen auf Schmetterlingsflügeln. Zool. Jahrb. Abt. Morph. u. Ont. Bd. XIV. 1901.

Joh. Hagemann, Beiträge zur Kenntnis von Corixa. Diss. Greifswald 1910.

C. Hennings, Das Tömösvarysche Organ der Myriopoden I. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXVI.

— Die Microtom-Technik des Chitins. Zeit. f. wiss. Mikroskopie. Bd. XVII.

V. Hensen, Über das Gehörorgan v. Locusta. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVI. 1866.

C. Herbig, Anatomie und Histologie des tibialen Gehörapparates von Gryllus domesticus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXI.

R. Hochreuther, Die Hautsinnesorgane von Dytiscus marginalis L., ihr Bau u. ihre Verbreitung am Körper. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIII. Hft. 1. 1912.

G. Holste, Das Nervensystem von Dytiscus marginalis L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVI. 1910.

Charles Janet, Observations sur les fourmis. Limoges 1904.

H. J. Kolbe, Einführung in die Kenntnis der Insekten.

Fr. Leydig, Zum feineren Bau der Arthropoden. Müllers Archiv für Anatomie, Physiologie usw. 1855.

— Über Geruchs- und Hörorgane der Krebse und Insekten. Reichert und Dubois. Archiv f. Anat. u. Phys. 1860.

A. Nagel, Die niederen Sinne der Insekten. Tübingen 1892.

— Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmacksinn und ihre Organe mit einleitenden Bemerkungen aus der allgemeinen vergleichenden Sinnesphysiologie. Bibliotheca Zool. Hft. 18. 1894.

E. Radl, Über das Gehör der Insekten. Biol. Ctrbl. Vol. XXV. 1905.

O. vom Rath, Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des sensiblen Nervensystems der Arthropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXI. 1896.

Arnold Schön, Bau und Entwicklung des tibialen Chordotonalorgans bei der Honigbiene und bei Ameisen. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. XXXI. 1911.

J. Schwabe, Beiträge zur Morphologie und Histologie der tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. Zoologica 1906.

R. Stobbe, Über das abdominale Sinnesorgan und über den Gehörsinn der Lepidopteren mit besonderer Berücksichtigung der Noctuiden. Berlin, Sitzb. Nat. -Forsch. 1911. 8.

R. Vogel, Über die Innervierung der Schmetterlingsflügel und über den Bau und die Verbreitung der Sinnesorgane auf denselben. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVIII. 1911.

— Über die Chordotonalorgane in der Wurzel der Schmetterlingsflügel. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. C. 1912.

A. Weinland, Über die Schwinger (Halteren) der Dipteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LI. 1891.

Lebenslauf.

Geboren bin ich, Richard Johannes Hermann Lehr, preußischer Staatsangehörigkeit und evangelischer Konfession, am 20. Dezember 1884 zu Dachsenhausen, Kreis St. Goarshausen (Hessen-Nassau). Von Ostern 1894 bis Ostern 1899 besuchte ich das Progymnasium zu Godesberg am Rhein, sodann das Königl. Gymnasium zu Weilburg, das ich Ostern 1904 mit dem Zeugnis der Reife verließ.

Im Sommersemester 1904 bezog ich darauf die Universität, um Mathematik und Naturwissenschaften zu studieren. Bis Ostern 1905 war ich in Göttingen, bis Ostern 1906 in Karlsruhe und von da ab in Marburg immatrikuliert. Hier bestand ich im Juli 1909 die Prüfung pro facultate docendi. Auch das Wintersemester 1909/10 verbrachte ich noch in Marburg, um mich auf Anregung von Herrn Geheimrat Korschelt im zoologischen Institut weiterhin mit zoologischen Arbeiten zu beschäftigen.

Seit Ostern 1910 bin ich im praktischen Schuldienst in Posen tätig. Ostern 1912 erlangte ich das Zeugnis der Anstellungsfähigkeit, seit dem 1. April 1913 bin ich an der hiesigen Königl. Luisenstiftung als Oberlehrer angestellt. Am 2. Juli 1913 bestand ich in Marburg das Rigorosum bei der philosophischen Fakultät. Prüfungsfächer waren: Zoologie, Botanik und Mineralogie.

Meine akademischen Lehrer waren: Bauer, Berthold, Cohen, Diehls, Feussner, Friess, Kayser, Klein, Korschelt, Meisenheimer, A. Meyer, Minkowski, Natorp, Nüsslin, Richarz, Riecke, Rhumbler, F. A. Schulze, Schwantke, Zincke.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.